BASIC ECOLOGY

Eugene P. Odum
Calloway Professor of Ecology
and Director of the Institute of Ecology
University of Georgia

Saunders College Publishing
Philadelphia New York Chicago
San Francisco Montreal Toronto
London Sydney Tokyo Mexico City
Rio de Janeiro Madrid

Ю. Одум

ЭКОЛОГИЯ 1

В двух томах

Перевод с английского
Ю. М. Фролова

под редакцией
академика В. Е. Соколова

Москва «Мир» 1986

Я высоко ценю готовность помочь, преданность делу и терпение сотрудников издательства «Сондерс», особенно редакторов М. Брауна и Л. Джерси, помощника редактора М. М. Керриган и художника Т. Мэллона.

Содержание книги в немалой степени сложилось под влиянием ценных предложений рецензентов из академических кругов, особенно П. Рича, Н. Маршалла, Д. Стерна, Э. Дж. Трамера, Ф. Трамы, Г. Джиллиса, Р. Андерсона, Э. П. Ковича и С. Карпентера.

Юджин П. Одум.

ГЛАВА 1

Введение: предмет экологии

1. Отношение экологии к другим наукам и ее значение для цивилизации

Слово «экология» образовано от греческого «ойкос», что означает дом, и «логос» — наука. Таким образом, изучение нашего «природного дома» охватывает изучение всех живущих в нем организмов и всех функциональных процессов, делающих этот «дом» пригодным для жизни. В буквальном смысле экология — это наука об организмах «у себя дома», наука, в которой особое внимание уделяется «совокупности или характеру связей между организмами и окружающей их средой», если воспользоваться одним из определений из полного словаря Уэбстера.

Слово «экономика» (от греч. oikonomikē) также образовано от греческого корня «ойкос» и буквально означает искусство ведения домашнего хозяйства; следовательно, экология и экономика должны идти рука об руку. К сожалению, многие считают экологов и экономистов противниками с непримиримыми взглядами. Позже мы рассмотрим разногласия между ними, возникающие из-за того, что специалисты в области каждой из этих дисциплин слишком узко смотрят на свой предмет, а также узнаем о попытках навести мосты между ними.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидуум, для того чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей его среде, т. е. о силах природы, растениях и животных. Можно сказать, что цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства и орудия, позволявшие ему изменять среду своего обитания. Благодаря достижениям техники мы теперь, казалось бы, меньше зависим от природы в своих насущных потребностях и поэтому склонны забывать, что зависимость эта сохранилась. К тому же в любых политико-экономических системах ценятся в основном вещи, из-

готовленные человеком для нужд прежде всего отдельного человека, но придается мало значения материальным благам и услугам, которые предоставляет сама природа человечеству в целом. Пока не наступит какой-либо кризис, мы склонны принимать эти даровые блага и услуги природы как нечто само собой разумеющееся; нам кажется, что они никогда не иссякнут или что их смогут заменить технические изобретения, хотя опыт свидетельствует, что это не так.

Парадокс заключается в том, что индустриально развитые страны добились процветания, временно освободив человека от подчинения законам природы, используя конечный и быстро исчерпываемый запас горючих ископаемых, накопленный самой природой. И все же цивилизация продолжает зависеть от окружающей среды, причем не только от энергетических и материальных ресурсов, но и от ее жизненно важных процессов, таких, как круговороты воздуха и воды. Основные законы природы не потеряли своей силы; с ростом численности населения и с грандиознейшим увеличением масштабов потребления энергии, расширившими наши возможности воздействия на окружающую среду, изменилось лишь относительное значение этих законов и усложнилась зависимость от них человека. И теперь сохранение цивилизации зависит от наших знаний о природе и разумных действий, направленных на сохранение и улучшение окружающей среды посредством гармоничного, а не разрушительного вмешательства.

Подобно всем другим областям знания, экология развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении истории человечества. Труды Гиппократа, Аристотеля и других древнегреческих философов содержат сведения явно экологического характера. Однако греки не пользовались термином «экология». Этот термин появился недавно и был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем (Ernst Haeckel) в 1869 г. До него многие великие деятели «биологического Возрождения» XVIII—XIX веков внесли свой вклад в эту область, не применяя слова «экология». Например, в начале XVIII в. Антон ван Левенгук, более известный как один из первых микроскопистов, был также пионером в изучении пищевых цепей и регуляции численности организмов (Egerton, 1968), а по сочинениям английского ботаника Ричарда Брэдли (Richard Bradley) видно, что он имел четкое представление о биологической продуктивности (Egerton, 1969). Изучение этих вопросов составляет важные направления в современной экологии.

Как признанная самостоятельная научная дисциплина экология возникла около 1900 года, но ее название «экология» вошло в общий лексикон лишь в последнее десятилетие. Сначала исследователи проводили резкую грань между экологией растений и экологией животных, но концепция биотического сообщества Ф. Клементса (F. Clements) и В. Шелфорда (V. Shelford), концепции пищевых цепей и круговорота веществ, разработанные Р. Линдеманом и Дж. Хатчинсоном (R. Lindeman, G. Hutchinson), а также исследования озерных систем, проведенные Э. Бирджем, Чонси Джудеем (E. Birge, Ch. Juday) и многими другими, помогли создать теоретическую основу общей экологии. В дальнейшем мы будем нередко ссылаться на труды этих пионеров в области экологии.

Движение, которое лучше всего назвать как «всеобщая озабоченность проблемами окружающей среды», внезапно развернулось в течение двух лет, с 1968 по 1970 г. Казалось, все вдруг заинтересовались загрязнением среды, окружающей природой, ростом народонаселения, вопросами потребления пищи и энергии. Об этом свидетельствовали подробные материалы по проблемам окружающей среды в широкой прессе. Рост общественного интереса оказал глубокое влияние на академическую экологию. До 1970 г. на экологию смотрели главным образом лишь как на одно из подразделений биологии. Экологи входили в штат биологических факультетов, курсы экологии, как правило, имелись только в программе подготовки биологов. Хотя и сейчас экология уходит своими корнями в биологию, она уже вышла из ее рамок, оформившись в принципиально новую интегрированную дисциплину, связывающую физические и биологические явления и образующую мост между естественными и общественными науками (Odum, 1977). Во многих колледжах теперь имеются курсы экологии, предназначенные для всех студентов, организованы отдельные кафедры или институты экологии. В некоторых крупных университетах введены междисциплинарные квалификационные степени по экологии. По мере расширения круга проблем, которыми занимается экология, углублялось изучение вопросов, касающихся взаимодействия особей и видов между собой и использования ими ресурсов. Многие основные концепции, в которых сформулирован «эволюционный подход» к экологии, были впервые выдвинуты покойным Робертом Мак-Артуром (см. гл. 6 и 7).

2. Иерархия уровней организации

Вероятно, лучше всего можно определить содержание современной экологии, исходя из концепции уровней организации, которые составляют своеобразный «биологический спектр», как это показано на рис. 1.1. Сообщество, популяция, организм, орган, клетка и ген — основные уровни организации жизни; на рис. 1 они расположены в иерархическом порядке — от крупных систем к малым. Теоретически этот спектр уровней, как и спектр излучения или логарифмическая шкала, может быть продолжен до бесконечности в обе стороны. *Иерархия* — согласно словарю Уэбстера для студентов — это «расположение ступенчатым рядом». На каждой

ступени, или уровне, в результате взаимодействия с окружающей физической средой (энергией и веществом) возникают характерные функциональные системы. Под системой в соответствии с тем же словарем мы подразумеваем «упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое»; в соответствии с другой точкой зрения система — это «набор взаимосвязей, составляющий поддающуюся идентификации единицу, реальную или концептуальную» (Laszlo, Margenau, 1972). Системы, содержащие живые компоненты (биологические систе-

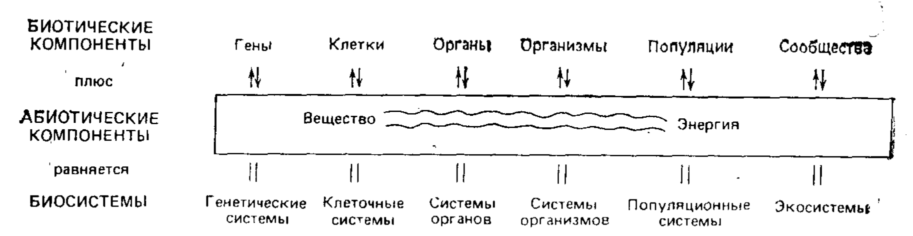


Рис. 1.1. Спектр уровней организации. Экология изучает уровни, находящиеся в правой части спектра, т. е. уровни организации от организмов до экосистем.

мы, или биосистемы), можно выделять или изучать на любом из уровней, показанных на рис. 1.1, или на любом промежуточном уровне, удобном или полезном для исследования. Например, системы «хозяин—паразит» или двухвидовая система взаимосвязанных организмов (скажем, сожительство гриба и водоросли, образующее лишайник) представляют собой промежуточные уровни между популяцией и сообществом.

Экология изучает главным образом те системы, которые расположены в правой части этого спектра, т. е. системы выше уровня организма. В экологии значение термина *популяция*, первоначально обозначавшего группу людей, расширено и обозначает группы особей любого вида организмов. Точно так же *сообщество* (иногда называемое еще биотическим сообществом) в экологическом смысле включает все популяции, занимающие данный участок. Сообщество и неживая среда функционируют совместно, образуя экологическую систему, или *экосистему*. Сообществу и экосистеме приблизительно соответствуют часто употребляемые в европейской и русской литературе термины *биоценоз* и *биогеоценоз* (буквально жизнь и земля, функционирующие вместе). *Биом* — удобный и широко используемый термин, обозначающий крупную региональную или субконтинентальную биосистему, характеризующуюся каким-либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта, например биом лиственных лесов умеренного пояса. Самая крупная и наиболее

близкая к идеалу в смысле «самообеспечения» биологическая система, которую мы знаем, — это *биосфера*, или *экосфера*; она включает все живые организмы Земли, находящиеся во взаимодействии с физической средой Земли как единое целое, чтобы поддерживать эту систему в состоянии устойчивого равновесия, получая поток энергии от Солнца, ее источника, и переизлучая эту энергию в космическое пространство. Под *устойчивым равновесием* мы понимаем способность саморегулируемой системы возвращаться в исходное состояние по крайней мере после небольшого отклонения.

Иерархический подход дает удобную основу для подразделения и изучения сложных ситуаций или широких градиентов. Как указывал Новиков (Novikoff, 1945), эволюция Вселенной характеризуется и непрерывностью, и дискретностью. Развитие можно рассматривать как процесс непрерывный, поскольку оно состоит в нескончаемом изменении, но вместе с тем этот процесс дискретен, поскольку развитие проходит через ряд отдельных уровней организации. В гл. 3 будет показано, что организованность жизни поддерживается постоянным, но ступенчатым потоком энергии. Таким образом, деление ступенчатого ряда, или иерархии, на компоненты во многих случаях искусственно, но иногда такое деление может быть основано на естественных разрывах. Так как каждый уровень в спектре биосистемы «интегрирован», т. е. взаимосвязан с другими уровнями, здесь нельзя найти резких границ или разрывов в функциональном смысле. Их нет даже между организмом и популяцией. Например, организм, изолированный от популяции, не в состоянии жить долго, точно так же, как изолированный орган не может длительное время сохраняться как самоподдерживающаяся единица без своего организма. Подобным же образом сообщество не может существовать, если в нем не происходит круговорот веществ и в него не поступает энергия. Тот же аргумент можно привлечь для опровержения уже упоминавшегося неверного представления о том, будто бы человеческая цивилизация может существовать независимо от мира природы.

Более подробно теория иерархической организации рассматривается в работе Пэтти (Pattee, 1973).

3. Принцип эмерджентности

Важное следствие иерархической организации состоит в том, что по мере объединения компонентов, или подмножеств, в более крупные функциональные единицы, у этих новых единиц возникают новые свойства, отсутствовавшие на предыдущем уровне. Такие *качественно новые, эмерджентные*, свойства экологического уровня или экологической единицы нельзя предсказать, исходя из свойств компонентов, составляющих этот уровень или единицу.

Рассматриваемый нами принцип можно выразить иным способом, исходя из понятия о *несводимых свойствах*, суть которого заключается в том, что свойства целого невозможно свести к сумме свойств его частей. Хотя данные, полученные при изучении какого-либо уровня, помогают при изучении следующего, с их помощью никогда нельзя полностью объяснить явления, происходящие на этом следующем уровне; он должен быть изучен непосредственно.

Для иллюстрации принципа эмерджентности приведем два примера, один из физики, другой из экологии. Водород и кислород, соединяясь в определенном соотношении, образуют воду, жидкость, совершенно непохожую по своим свойствам на исходные газы. А определенные водоросли и кишечнополостные животные, эволюционируя совместно, образуют систему кораллового рифа, возникает эффективный механизм круговорота элементов питания, позволяющий такой комбинированной системе поддерживать высокую продуктивность в водах с очень низким содержанием этих элементов. Следовательно, фантастическая продуктивность и разнообразие коралловых рифов — эмерджентные свойства, характерные только для уровня рифового сообщества.

Фейблмен (Feibleman, 1954) считал, что при каждом объединении подмножеств в новое множество возникает по меньшей мере одно новое свойство. Солт (Salt, 1979) предлагает различать *эмерджентные свойства*, определение которых дано выше, и *совокупные свойства*, представляющие собой сумму свойств компонентов. И те и другие — свойства целого, но совокупные свойства не включают новых или уникальных особенностей, возникающих при функционировании системы как целого. Рождаемость — пример совокупного свойства, поскольку она представляет собой лишь сумму индивидуальных рождений за определенный период, выраженную в виде доли или процента общего числа особей в популяции. Эмерджентные свойства возникают в результате взаимодействия компонентов, а не в результате изменения природы этих компонентов. Части не «сплавляются», а интегрируются, обусловливая появление уникальных новых свойств. Саймон (Simon, 1973) показал математически, что интегрированные иерархические системы быстрее возникают из составляющих их частей, чем неиерархические системы, имеющие такое же число элементов; они также более пластичны в отношении к нарушениям. Теоретически если разложить иерархическую систему на субсистемы разного уровня, то последние могут продолжать взаимодействовать и снова организуются, достигая более высокого уровня сложности (Laszlo, 1972).

Саймон иллюстрирует эти концепции притчей о двух часовщиках. Один из них использует модульный подход, т. е. изготовляет стабильные блоки, из которых затем собирает часы; другой же не использует такой иерархический подход. Если работа обоих часто прерывается телефонными звонками, то второй часовщик, возвращаясь на рабочее место, не сразу может приступить к дальнейшей сборке, так как неорганизованные детали легко рассыпаются. Первый часовщик скорее закончит свои часы, потому что помехи (нарушения) не так сильно отбрасывают назад его дело.

Некоторые признаки, естественно, становятся более сложными и изменчивыми, когда по иерархии уровней организации (рис. 1.1) продвигаешься слева направо, другие же, напротив, часто становятся менее сложными и менее изменчивыми. Поскольку на всех уровнях функционируют гомеостатические механизмы, а именно корректирующие и уравновешивающие процессы, действующие и противодействующие силы, амплитуда колебаний имеет тенденцию уменьшаться, когда мы переходим к рассмотрению более мелких единиц, функционирующих внутри крупных. Статистически разброс значений целого меньше суммы разброса частей. Например, интенсивность фотосинтеза лесного сообщества менее изменчива, чем интенсивность фотосинтеза у отдельных листьев или деревьев внутри сообщества; объясняется это тем, что если в одной части интенсивность фотосинтеза снижается, то в другой возможно его компенсаторное усиление. Если учесть эмерджентные свойства и усиление гомеостаза на каждом уровне, то станет ясно, что для изучения целого не обязательно знать все его компоненты. Это важный момент, поскольку некоторые исследователи считают, что не имеет смысла пытаться изучать сложные популяции и сообщества, не изучив досконально составляющие его более мелкие единицы. Напротив, изучение можно начать с любой точки спектра при условии, что учитывается не только изучаемый, но и соседние уровни, поскольку, как уже было сказано, некоторые свойства целого можно предсказать, исходя из свойств его частей (совокупные свойства), другие же нельзя (эмерджентные свойства). По мнению Пэттена (Patten, 1978), идеальное изучение какого-либо уровня системы включает изучение трехчленной иерархии: системы, подсистемы (соседний нижний уровень) и надсистемы (следующий верхний уровень). Более подробно о возникновении качественно новых свойств описано в работах Хенле (Henle, 1942), Бергманна (Bergmann, 1944), Лоури (Lowry, 1974) и Эдсона и др. (Edson et al., 1981).

Каждый уровень биосистемы характеризуется собственными, присущими только ему свойствами, а кроме того, обладает суммой свойств входящих в него подсистем-компонентов. Хорошо известный принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов. Хотя философия науки всегда стремилась быть холистической, рассматривая явления в их целостности, в последние годы практика

2 Заказ № 1383

науки становится все более редукционистской, пытаясь понять явления путем детального анализа все более и более мелких компонентов. Ласло и Марджено (Laszlo, Margenau, 1962) считают, что в истории науки редукционистский и холистический способы мышления неоднократно сменяли друг друга (другие пары терминов для этих противоположных философских подходов — редукционизм—конструкционизм и атомизм—холизм). Вполне возможно, что здесь, если можно так сказать, вступает в силу «закон уменьшающейся отдачи», так как интенсификация исследований в каком-либо одном из этих направлений неизбежно приводит затем к переключению на другое направление.

Редукционистский подход, преобладавший в науке и технике со времен Исаака Ньютона, дал много полезного. Так, исследования на клеточном и молекулярном уровнях создают прочную основу для решения в будущем проблем на организменном уровне, например проблем терапии и профилактики рака. Однако, проводя исследования только на клеточном уровне, мы не получим ответов на вопросы, связанные с благополучием или сохранением цивилизации; для этого необходимо понять высшие уровни организации, чтобы найти решения таких проблем, как излишний рост народонаселения, социальные беспорядки, загрязнение среды и другие формы «рака» общества и окружающей среды. И холистический, и редукционистский подходы следует использовать в равной мере, не противопоставляя их друг другу. Новая наука — экология — стремится к синтезу, а не к разделению. По-видимому, возрождение холистического подхода по крайней мере частично связано с неприязнью общества к ученому — узкому специалисту, который не может переключаться на решение крупномасштабных проблем, требующих неотложного рассмотрения. Эта точка зрения хорошо изложена в эссе историка Линн Уайт (White, 1980). В соответствии со сказанным выше мы будем обсуждать принципы экологии на уровне экосистемы, уделяя в то же время достаточно внимания таким подсистемам, как организм, популяция и сообщество, и такой надсистеме, как биосфера. Такова философская основа организации глав настоящей книги.

К счастью, в последнее десятилетие успехи техники позволили на количественном уровне изучать большие сложные системы, такие, как экосистемы. Метод меченых атомов, новые физико-химические методы (спектрометрия, колориметрия, хроматография), дистанционные методы зондирования, автоматический мониторинг, математическое моделирование, компьютерная техника послужили необходимыми для этого инструментами. Техника, разумеется, обоюдоострое оружие: она может быть как средством изучения целостности человека и природы, так и средством уничтожения того и другого.

4. О моделях

Если по уже изложенным причинам экология должна изучать уровень экосистемы, то какими же методами следует воспользоваться, чтобы постичь эту многообразную и сложную форму организации? Мы начнем изучение с описания упрощенных версий, охватывающих только самые важные, основные свойства и функции. Так как в науке упрощенные версии реального мира называют *моделями*, надо определить здесь это понятие.

Модель (по определению) — это абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать предсказания относительно этого явления. В своей простейшей форме модель может быть словесной или графической (неформализованной). Однако если мы хотим получить достаточно надежные количественные прогнозы, то модель должна быть статистической и строго математической (формализованной). Например, математическое выражение, описывающее изменения численности популяции насекомых и позволяющее предсказывать эту численность в любой момент времени, следует считать моделью, полезной с биологической точки зрения. А если рассматриваемую популяцию составляет вид-вредитель, то эта модель приобретает еще и экономическое значение.

Модели, созданные на ЭВМ, позволяют получать на выходе искомые характеристики при изменении параметров модели, добавлении новых или исключении старых. Иными словами, возможна «настройка» математической модели с помощью ЭВМ, позволяющая усовершенствовать ее, приблизив к реальному явлению. Наконец, модели очень полезны как средство интеграции всего того, что известно о моделируемой ситуации и, следовательно, для определения аспектов, нуждающихся в новых или уточненных исходных данных или же в новых теоретических подходах. Если модель не работает, т. е. плохо соответствует реальности, необходимые изменения или улучшения могут быть подсказаны ЭВМ. Если же оказывается, что модель точно имитирует действительность, то вы получаете неограниченные возможности для экспериментирования: в нее можно вводить новые факторы или возмущения, с тем чтобы выяснить их влияние на систему. Даже в случае не совсем точного соответствия модели реальному миру, что часто бывает на ранних стадиях ее разработки, модель все же остается крайне полезной для обучения и проведения исследовательских работ, поскольку она выделяет ключевые компоненты и взаимодействия, заслуживающие особого внимания.

Вопреки мнению многочисленных скептиков, с сомнением относящихся к моделированию сложной природы, можно утверждать, что информация даже об относительно небольшом числе пе-

ременных служит достаточной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется ключевыми, эмерджентными или интегративными, факторами, о которых говорилось в разд. 2 и 3. Уатт (Watt, 1963), например, утверждает, что «для построения удовлетворительных математических моделей не нужно необъятного количества информации об огромном множестве переменных». Математические аспекты моделирования рассматриваются

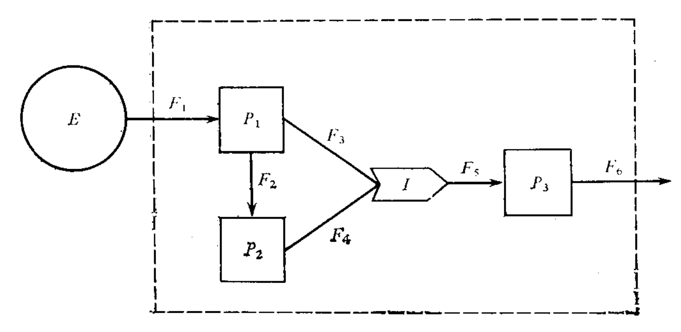


Рис. 1.2. Блоковая схема, на которой показаны четыре основных компонента, которые должны учитываться при моделировании экологических систем. *E* — движущая сила; *P* — свойства; *F* — потоки; *I* — взаимодействие.

в специальных учебниках, здесь же мы коснемся лишь самых «азов» этой дисциплины.

Моделирование обычно начинают с построения схемы, или графической модели, часто представляющей собой блок-схему (рис. 1.2). На рис. 1.2 буквами P_1 и P_2 обозначены два свойства, которые при взаимодействии (I) дают некое третье свойство P_3 (или влияют на него), когда система получает энергию от источника E. Обозначены также 5 направлений потоков вещества и энергии (F), из которых F_1 — вход, а F_6 — выход для системы как целого. Таким образом, в работающей модели экологической ситуации имеется как минимум четыре ингредиента или компонента, а именно: 1) источник энергии или другая внешняя *движущая сила*; 2) свойства, которые системоаналитики называют *переменными состояний*; 3) *направления потоков*, связывающих свойства между собой и с действующими силами через потоки энергии и вещества; и 4) взаимодействия или *функции взаимодействий* там, где взаимодействуют между собой силы и свойства, изменяя, усиливая или контролируя перемещения веществ и энергии или создавая эмерджентные свойства.

Блок-схема на рис. 1.2 может служить моделью образования смога в воздухе над Лос-Анджелесом. В этом случае P_1 изображает углеводороды, а P_2 — окислы азота, два типа химических соединений, содержащихся в выхлопных газах автомобилей. Под действием движущей силы — энергии солнечного света E — они реагируют между собой и дают смог P_3. В этом случае взаимодействие I оказывает синергический, усиливающий эффект, так как P_3 более опасен для здоровья людей, чем P_1 или P_2, действующие порознь.

Но рис. 1.2 может представлять и лугопастбищную экосистему, в которой P_1 — зеленые растения, превращающие солнечную

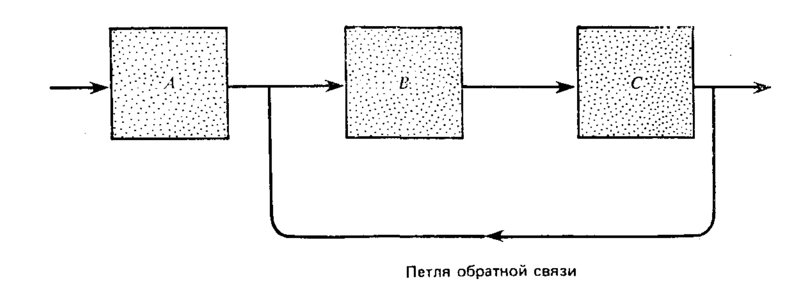


Рис. 1.3. Блоковая модель с петлей обратной связи (управляющей петлей), которая превращает линейную систему в частично замкнутую.

энергию E в пищу. В этом случае P_2 обозначает растительноядное животное, поедающее растения, а P_3 — всеядное животное, которое может питаться либо растительноядными, либо растениями. Тогда взаимодействие I может представлять несколько возможностей. Это может быть «случайный» переключатель, если наблюдения в реальном мире показали, что всеядное животное P_3 питается P_1 и P_2 без разбора в зависимости от их доступности. Или же I может иметь постоянное процентное значение, если обнаружено, что рацион P_2 состоит, скажем, на 80% из растительной и на 20% из животной пищи независимо от того, каковы запасы P_1 и P_2. Либо I может быть «сезонным» переключателем в том случае, если P_3 питается растениями в один сезон года и животными — в другой. Наконец I может быть пороговым переключателем, если P_3 сильно предпочитает животную пищу и переключается на растения только тогда, когда уровень P_2 падает ниже определенного порога.

На рис. 1.3 показана упрощенная схема системы с сильной обратной связью (или петлей управления), в которой выход компонента, находящегося «ниже», или же часть этого выхода направляется обратно и влияет на «верхние» компоненты, управляет ими. Например, обратную связь может оказывать «нижний» хищный организм C, уменьшающий численность «верхних» рас-

тительноядных животных или растений (B и A) в пищевой цепи. Эта же схема может изображать идеальную экономическую систему, в которой ресурсы (A) превращаются в полезные товары и услуги (B), причем образуются также отходы (C), которые после переработки снова пускаются в производство ($A \to B$), что уменьшает итоговое количество отходов. Как правило, природные экосистемы чаще имеют кольцевую или петлеобразную, а не ли-

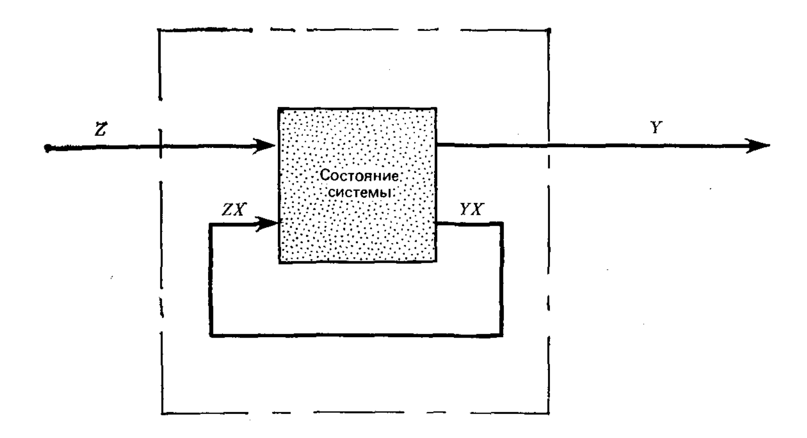


Рис. 1.4. Обобщенная модель системы с входом (Z) и выходом (Y). (По Mesarovic, Takahara, 1975.)
Состояние и поведение системы во времени зависит от взаимодействия внешних сигналов, поступающих на вход, с сигналами на выходе, образующими петлю обратной связи.

нейную структуру. (Обратная связь и некоторые вопросы кибернетики — науки об управлении — обсуждаются в гл. 2.)

Общая модель системы с внутренней петлей обратной связи показана на рис. 1.4. Два типа входных сигналов, внешний (Z) и внутренний (ZX), действуют на рассматриваемую единицу, поддерживая ее состояние или через какое-то время переводя ее в новое состояние и производя новые сигналы на выходе. Теоретически эта внутренняя петля имеет тенденцию поддерживать организованное состояние, несмотря на нарушающие внешние воздействия.

Характеристика хорошей модели должна включать три компонента: 1) анализируемое пространство (границы системы), 2) субсистемы (компоненты), считающиеся важными для общего функционирования, и 3) рассматриваемый временной интервал. После того как мы правильно определили экосистему, экологическую ситуацию или проблему и установили ее границы, мы выдвигаем доступную для проверки гипотезу или серию гипотез,

которую можно принять или отвергнуть хотя бы предварительно, ожидая результатов дальнейших экспериментов или анализа. Более подробные сведения об экологическом моделировании можно найти в работах Холла и Дэя (Hall, Day, 1979), а также Медоуза (Meadows, 1982).

В последующих главах разделы, озаглавленные «Определения», являются, в сущности, «словесными моделями» рассматриваемых экологических принципов. Во многих случаях даются также графические модели, а в некоторых случаях включены и упрощенные математические выражения. Эта книга нацелена прежде всего на то, чтобы сформулировать принципы, объяснить упрощения и абстракции, к которым приходится сводить явления реального мира, чтобы научиться понимать ситуации и проблемы и справляться с ними или строить их математические модели.

ГЛАВА 2

Экосистема

1. Концепция экосистемы

Определения

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение неразделимо связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой экологическую систему, или *экосистему*.

Экосистема — основная функциональная единица в экологии, поскольку в нее входят и организмы, и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле. Если мы хотим, чтобы наше общество перешло к целостному решению проблем, возникающих на уровне биомов и биосферы, то должны прежде всего изучать экосистемный уровень организации.

Экосистемы представляют собой открытые системы, поэтому важной составной частью концепции являются *среда на выходе* и *среда на входе*.

Объяснения

Термин «экосистема» впервые был предложен в 1935 г. английским экологом А. Тэнсли (A. G. Tansley), но, разумеется, само представление об экосистеме возникло значительно раньше. Упоминания о единстве организмов и среды (а также человека и природы) можно найти в самых древних письменных памятниках истории. Но лишь в конце прошлого века стали появляться вполне определенные высказывания такого рода и, что весьма интересно, почти одновременно в американской, европейской и русской экологической литературе. Так, немецкий ученый Карл Мёбиус писал в 1877 г. о сообществе организмов на устричной банке как о «биоценозе», а в 1887 г. американский биолог С. Форбс опубликовал свой классический труд об озере как «микрокосме». Передовой русский ученый В. В. Докучаев (1846—1903) и один из виднейших его учеников Г. Ф. Морозов (специализировавшийся в области лесной экологии[1]) придавали большое значение представлению о «биоценозе»; позднее русские экологи стали использовать более широкий термин «геобиоценоз» (Сукачев, 1944). Итак, примерно на рубеже XIX и XX веков биологи начали серьезно рассматривать идею о том, что природа функционирует как целостная система независимо от того, о какой среде идет речь: пресноводной, морской или наземной. Но только через полвека, когда усилиями Берталанфи (Bertalanffi, 1950, 1968) и других исследователей была разработана общая теория систем, началось развитие нового, количественного направления — экологии экосистем. Основоположниками этого нового направления были такие экологи, как Хатчинсон, Маргалеф, Уатт, Пэттен, Ван Дайн и Г. Одум (Hutchinson, 1948; Margalef, 1968; Watt, 1968; Patten, 1966; 1971; Van Dyne, 1966; H. Odum, 1971). Вопрос о том, в какой мере экосистемы подчиняются законам функционирования целостных систем (например, хорошо изученных сейчас физических систем) и насколько они способны к самоорганизации, подобно организмам, до настоящего времени остается открытым, и изучение его продолжается. Польза системного подхода к решению реальных проблем, связанных с окружающей средой, лишь сейчас привлекла серьезное внимание.

Сторонники холистических взглядов на природу использовали и другие термины, не обязательно равнозначные «экосистеме», — «голоцен» (Friederichs, 1930), «биосистема» (Thienemann, 1939), «биокосное тело» (Вернадский, 1944) и «холон» (Koestler, 1969).

Компоненты и процессы, обеспечивающие функционирование экосистемы, показаны на рис. 2.1. На упрощенной блоковой модели (общие особенности таких моделей рассмотрены в предыдущей главе, рис. 1.3) схематически представлено взаимодействие трех основных компонентов, а именно сообщества, потока энергии и круговорота веществ. Поток энергии направлен в одну сторону; часть поступающей солнечной энергии преобразуется

[1] Основной труд Докучаева, переизданный в Москве в 1948 г.,—«К учению о зонах природы». Основная книга Морозова — «Учение о лесе». Мы благодарны д-ру Роману Якобсону, профессору славянских языков в Гарвардском университете, за сообщение об этих двух книгах, малоизвестных в США.

сообществом и переходит на качественно более высокую ступень, трансформируясь в органическое вещество, представляющее собой более концентрированную форму энергии, чем солнечный свет, но большая часть энергии деградирует, проходит через систему и покидает ее в виде низкокачественной тепловой энергии (тепловой сток). Энергия может накапливаться, затем снова высво-

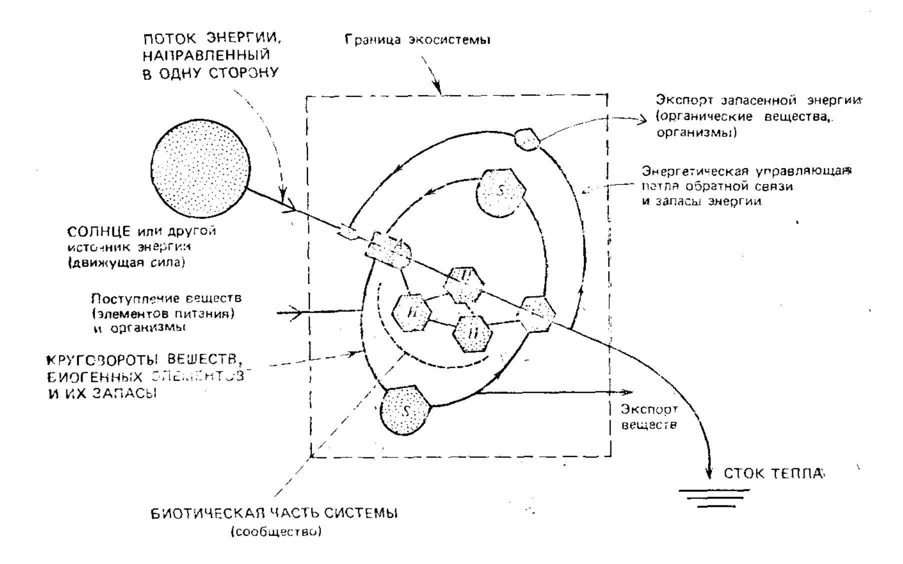


Рис. 2.1. Функциональная схема экосистемы. Ее составляют четыре основных компонента — поток энергии, круговороты веществ, сообщество и управляющие петли обратной связи. Сообщество представлено в виде сети (пищевой сети), состоящей из автотрофов (A) и гетеротрофов (H). Запасы питательных веществ обозначены буквой S.

бождаться или экспортироваться, как показано на схеме, но ее нельзя использовать вторично. Физические законы, определяющие поведение энергии, подробно рассмотрены в гл. 3. В отличие от энергии элементы питания, в том числе биогенные элементы, необходимые для жизни (углерод, азот, фосфор и т. д.), и вода могут использоваться многократно. Эффективность повторного использования и размеры импорта и экспорта элементов питания сильно варьируют в зависимости от типа экосистемы, что уже отмечалось, когда мы коснулись экологии коралловых рифов (с. 16).

На рис. 2.1 в схему блоковой модели введено одно дополнение: в соответствии с «энергетическим языком», разработанным Г. Одумом (H. Odum, 1967, 1971), каждому блоку диаграммы придана определенная форма, которая указывает его общую функ-

цию. Из надписей на схеме видно, что кругом обозначен источник энергии, фигурами U-образной формы с крышечкой — хранилища энергии, U-образной фигурой — автотрофы (зеленые растения, способные переводить солнечную энергию в органические вещества), а шестиугольниками — гетеротрофы (организмы, нуждающиеся в готовой пище). На функциональной схеме (рис. 2.1) сообщество изображено в виде «пищевой сети», образованной автотрофами и гетеротрофами, связанными между собой соответст-

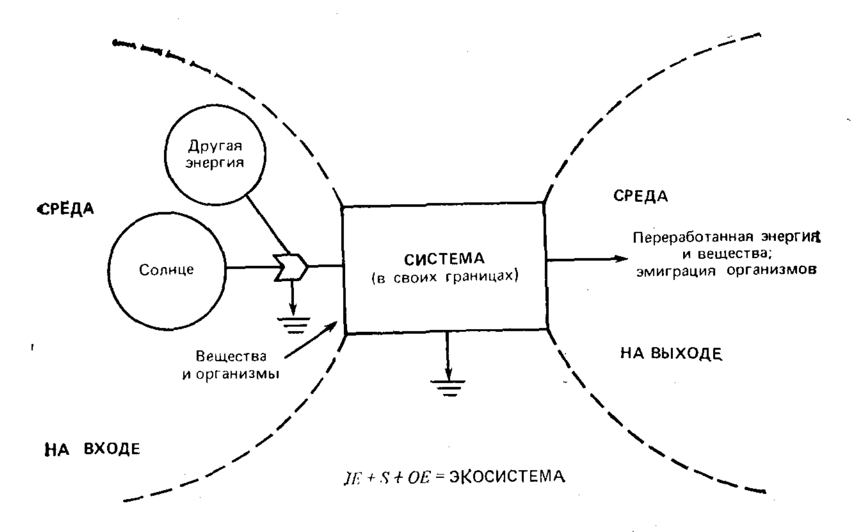


Рис. 2.2. Если на рис. 2.1 основное внимание обращено на внутреннее функционирование экосистемы, то в этой модели подчеркивается наличие внешней среды, которую следует считать неотъемлемой частью экосистемы.

вующими потоками энергии, круговоротами биогенных элементов и депонирующими единицами. Более подробно пищевые сети будут рассматриваться в гл. 3.

Все экосистемы, даже самая крупная — биосфера, являются открытыми системами: они должны получать и отдавать энергию. Разумеется, экосистемы, входящие в биосферу, также в разной степени открыты для потоков веществ, для иммиграции и эмиграции организмов. Поэтому концепция экосистемы должна учитывать существование связанных между собой и необходимых для функционирования и самоподдержания экосистемы *среды на входе и среды на выходе*. Эта особенность подчеркивается на рис. 2.2: в концептуально законченную экосистему входит среда на входе, среда на выходе и система (определение которой уже дано), т. е. Экосистема $= IE + S + OE$. Данная схема решает проблему, связанную с проведением границ рассматриваемой единицы, по-

скольку в этом случае не имеет значения, как мы вычленяем исследуемую часть экосистемы. Часто удобными оказываются естественные границы, например берег озера или опушка леса, или административные, например границы города, но если эти границы можно точно определить геометрически, то они могут быть и условными. Конечно, экосистема не ограничена «ящиком» в центре схемы, поскольку если бы этот «ящик» был герметичным, то его живое содержимое (озеро или город) не вынесло бы такого заключения. Функционирующая реальная экосистема должна иметь вход и в большинстве случаев пути оттока переработанной энергии и веществ.

Масштабы изменений среды на входе и на выходе чрезвычайно сильно варьируют и зависят от нескольких переменных, например от: 1) размеров системы (чем она больше, тем меньше зависит от внешних частей); 2) интенсивности обмена (чем он интенсивнее, тем больше приток и отток); 3) сбалансированности автотрофных и гетеротрофных процессов (чем сильнее нарушено это равновесие, тем больше должен быть приток извне для его восстановления); и 4) стадии и степени развития системы (молодые системы отличаются от зрелых; см. гл. 8). Следовательно, для обширной, поросшей лесом горной местности перепад между средой на входе и средой на выходе значительно меньше, чем у небольшого ручья или у города. Такие различия мы обсудим, рассматривая примеры экосистем в разд. 7 этой главы.

2. Структура экосистемы

Определения

С точки зрения *трофической структуры* (от греч. trophḕ — питание) экосистему можно разделить на два яруса: 1) верхний *автотрофный* (самостоятельно питающийся) *ярус*, или «зеленый пояс», включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений и накопление сложных органических соединений, и 2) нижний *гетеротрофный* (питаемый другими) *ярус*, или «коричневый пояс» почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных соединений. С биологической точки зрения в составе экосистемы удобно выделять следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (C, N, CO_2, H_2O и др.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотическую части; 3) *воздушную, водную* и *субстратную среду*, включающую *климатический режим*

и другие физические факторы; 4) *продуцентов*, автотрофных организмов, в основном зеленые растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ; 5) *макроконсументов*, или *фаготрофов* (от греч. phagós — пожиратель), — гетеротрофных организмов, в основном животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества; 6) *микроконсументов*, *сапротрофов* (от греч. sapros — гнилой), *деструкторов*, или *осмотрофов* (от греч. osmós — толчок, давление), — гетеротрофных организмов, в основном бактерий и грибов, получающих энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроизвольно или извлеченного сапротрофами из растений и других организмов. В результате деятельности сапротрофов высвобождаются неорганические элементы питания, пригодные для продуцентов; кроме того, сапротрофы поставляют пищу макроконсументам и часто выделяют гормоноподобные вещества, ингибирующие или стимулирующие функционирование других биотических компонентов экосистемы.

Вигерт и Оуэн (Wiegert, Owen, 1971) предложили подразделять гетеротрофов на две категории: *биофагов*, т. е. организмов, поедающих другие живые организмы, и *сапрофагов*, организмов, питающихся мертвыми органическими остатками.

Объяснения

В разд. 1 мы рассмотрели функционирование экосистем, теперь же обсудим их строение. На рис. 2.3 для сравнения приведены схематические разрезы (профили) экосистемы пруда и лугопастбищной экосистемы с обозначением слоев и ярусов, о которых шла речь в разд. «Определения».

Одна из общих черт всех экосистем, будь то наземные, пресноводные, морские или искусственные экосистемы (например, сельскохозяйственные), — это взаимодействие автотрофных и гетеротрофных компонентов, которые также рассматриваются в разд. «Объяснения». Организмы, участвующие в различных процессах круговорота, частично разделены в пространстве; автотрофные процессы наиболее активно протекают в верхнем ярусе («зеленом поясе»), где доступен солнечный свет. Гетеротрофные процессы наиболее интенсивно протекают в нижнем ярусе («коричневом поясе»), где в почвах и осадках накапливаются органические вещества. Кроме того, эти основные функции компонентов экосистемы частично разделены и во времени, поскольку возможен значительный временной разрыв между продуцированием органического вещества автотрофными организмами и его потреблением гетеротрофами. Например, основной процесс в пологе лесной экосистемы — фотосинтез. Лишь часть, притом часто лишь

малая часть, продуктов фотосинтеза немедленно и непосредственно используется самим растением, растительноядными животными и паразитами, питающимися листвой и другими, активно рас-

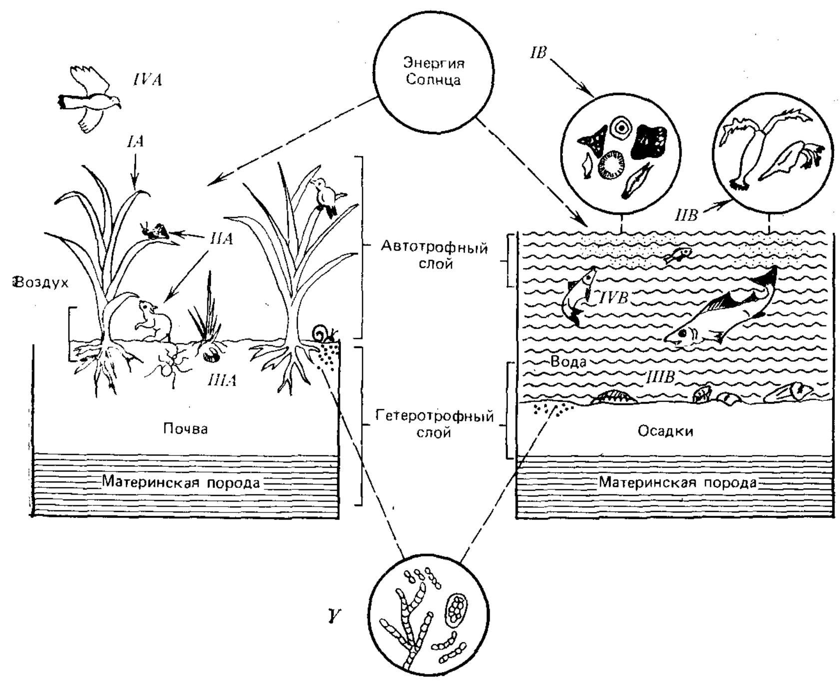


Рис. 2.3. Сравнение наземной (лугопастбищной) и водной (озерной или морской) экосистем. Для функционирования любой экосистемы необходимы следующие компоненты: солнечная энергия (и другие виды энергии); вода; элементы питания (основные абиотические неорганические и органические соединения), содержащиеся в почвах, донных осадках и воде; автотрофные и гетеротрофные организмы, образующие *биотические пищевые сети*. Функционирование наземных и водных экосистем сходно, но в них входят совершенно разные виды. Кроме того, в экосистемах глубоких водоемов зеленые растения представлены очень мелкими, часто микроскопическими формами (фитопланктоном), а растения наземных и некоторых мелководных экосистем имеют крупные размеры. *I* — автотрофы: *А* — травы, *Б* — фитопланктон; *II* — растительноядные животные: *А* — насекомые и млекопитающие лугопастбищного сообщества, *Б* — зоопланктон в толще воды; *III* — детритоядные: *А* — почвенные беспозвоночные на суше, *Б* — донные беспозвоночные в воде; *IV* — хищники: *А* — птицы и другие животные на суше, *Б* — рыбы в воде; *V* — сапротрофы: разлагающие бактерии и грибы.

тущими тканями растения. Большая часть синтезированного материала (листьев, древесины, запасов пищи, отложенных в семенах и корневищах) не подвергается немедленному потреблению и постепенно переходит в подстилку и почву (или соответ-

ственно в слои осадков в водных экосистемах), в сумме составляющих обособленную гетеротрофную систему. Прежде чем будет использовано все это накопленное органическое вещество, могут пройти многие недели, месяцы, годы или даже тысячелетия (в случае ископаемых видов топлива, которые сейчас быстро расходуются человеком).

Термин «детрит» (продукт распада; от лат. deterere — изнашиваться) заимствован из геологии, где им обычно называют продукты разрушения горных пород. В этой книге «детритом», если это специально не оговорено, называют органическое вещество, вовлеченное в процесс разложения. Термин «детрит» представляется наиболее удобным из множества терминов, предложенных для обозначения этого важного звена между живым и неживым миром (Odum, de la Cruz, 1963). Рич и Ветцель (Rich, Wetzel, 1978) предложили включить в понятие «детрит» то растворенное неорганическое вещество, которое вымывается или извлекается сапротрофами из живых и мертвых тканей и имеет примерно ту же функцию, что и детрит. Экологи-химики используют сокращенные обозначения для двух различных по физическому состоянию продуктов разложения: ВОВ — взвешенное органическое вещество и РОВ — растворенное органическое вещество. Роль ВОВ и РОВ в пищевых цепях рассматривается в гл. 3.

Абиотические компоненты, которые лимитируют и регулируют существование организмов, подробно рассмотрены в гл. 5, а роль организмов в регуляции абиотической среды рассматривается далее в этой главе. В качестве общего принципа можно указать, что в операциональном смысле живые и неживые части экосистем так тесно переплетены между собой в единый комплекс, что разделить их трудно; поэтому в операциональных или функциональных классификациях не проводится четкого различия между биотическими и абиотическими компонентами.

Бо́льшая часть биогенных элементов (углерод, азот, фосфор и т. д.) и органических соединений (углеводы, белки, липиды и т. д.) встречается не только внутри и вне живых организмов, но и образует постоянный поток между живым и неживым. Однако некоторые соединения могут принадлежать, по-видимому, только какому-либо одному из этих состояний. Так, например, АТР (аденозинтрифосфат) — вещество, обладающее большим запасом энергии, — встречается только в живых клетках (по крайней мере вне их оно существует в природе очень недолго), а *гумусовые вещества* — устойчивые конечные продукты разложения (см. с. 53) — никогда не встречаются в клетках, хотя и являются обильным и характерным компонентом всех экосистем. Другие важнейшие биологические соединения, например ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота), которая представляет собой гене-

тический материал клеток, и хлорофиллы встречаются и внутри, и вне клеток, но вне клеток они не функционируют.

Три живых компонента экосистем (продуценты, фаготрофы и сапротрофы) можно рассматривать как три функциональных цар-

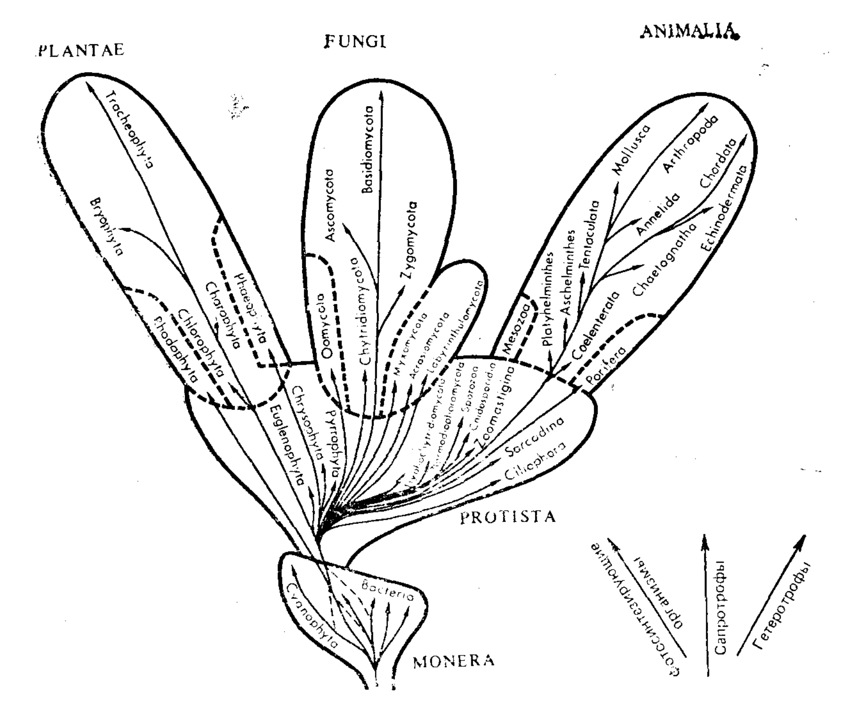


Рис. 2.4. Система из пяти царств, основанная на трех уровнях организации — прокариотическом (царство Monera), эукариотическом одноклеточном (царство Protista) и эукариотическом многоклеточном и многоядерном. На каждом уровне существуют три основные способа питания — фотосинтез, абсорбция и поглощение. Во многих учебниках по биологии и микробиологии перечисляются лишь четыре царства, так как низшие протисты (Monera) объединяются с высшими в одно царство Protista. На этой схеме эволюционные взаимоотношения значительно упрощены, особенно в группе Protista. Отмечены лишь основные типы животных, а типы бактерий опущены. Coelenterata включают Cnidaria и Ctenophora; Tentaculata включают Bryozoa, Brachiopoda и Phoronida, а некоторые авторы относят сюда и Entoprocta (из Whittaker, 1969).

ства природы, так как их разделение основано на типе питания и используемом источнике энергии. Эти экологические категории не следует путать с таксономическими царствами природы, хотя, как указал Уиттэкер (Whittaker, 1969) и как показано на рис. 2.4, некоторые параллели здесь имеются. На эволюционном древе

типов, составленном Уиттэкером, внизу находятся Monera и Protista, для которых характерны все три типа питания, тогда как три верхние ветви, а именно растения (Plantae), грибы (Fungi) и животные (Animalia), специализируются как «продуценты», «абсорбенты» (сапротрофы) и «потребители» (фаготрофы) соответственно. Экологическая классификация относится не к видам как таковым, а к их функциям. Некоторые виды занимают в приведенном ряду промежуточное положение, другие могут менять способ питания в зависимости от условий среды. Деление гетеротрофов на крупных и мелких консументов хотя и условно, но оправдано практическими соображениями, поскольку методы их изучения очень различны. Гетеротрофные микроорганизмы (бактерии, грибы и др.) сравнительно малоподвижны (обычно они локализованы в разлагаемой ими среде), очень малы, характеризуясь высокой интенсивностью метаболизма и скоростью оборота.

В морфологическом отношении они специализированы менее, чем в биохимическом, поэтому их роль в экосистеме обычно не удается определить такими прямыми методами, как визуальное наблюдение или подсчет численности. Организмы, которые мы называем макроконсументами, получают необходимую энергию в процессе гетеротрофного питания, переваривая органическое вещество, поглощаемое ими в виде более или менее крупных частиц. Именно они — «животные» в широком смысле. Морфологически они обычно адаптированы к активному поиску или сбору пищи, у их высших форм хорошо развиты сложные сенсорно-моторная нервная система, а также пищеварительная, дыхательная и циркуляторная системы. Микроконсументов, или сапротрофов, раньше часто называли «деструкторами» (разрушителями), но исследования примерно двухдесятилетней давности показали, что в некоторых экосистемах животные играют в разложении органического вещества более важную роль, чем бактерии или грибы (см., например, Johannes, 1968). Поэтому, видимо, правильнее будет не определять какую-то одну группу организмов как «деструкторы», а рассматривать разложение как процесс, в котором участвуют вся биота, а также абиотические процессы.

В качестве дополнительной литературы по общим вопросам, связанным с концепцией экосистемы, можно рекомендовать классические работы Форбса (Forbes, 1887), Тэнсли (Tansley, 1935), Хатчинсона (Hutchinson, 1948, 1964, 1970), Эванса (Evans, 1956), Коула (Cole, 1958), Ю. Одума (E. Odum, 1969, 1972) и Г. Одума (H. Odum, 1971, гл. 1). Шульц и Ван Дайн (Schultz, 1967; Van Dyne, 1969) рассматривают эту концепцию с точки зрения управления природными ресурсами, Стоддард (Stoddard, 1965) — с точки зрения географа, Дункан (Duncan, 1964) — с позиций социолога, а Вайда и Раппапорт (Vayda, Rappaport, 1968) — антропо-

3 Заказ № 1383

лога. Исторические обзоры концепции экосистемы можно найти у *Мейджера* (Major, 1969) *и Голли* (Golley, 1982).

Каждый изучающий экологию, да и любой гражданин, должен прочитать книгу О. Леополда (A. Leopold, 1949) «Этика земли». Это красноречивая, часто цитируемая и неоднократно переиздаваемая книга, в которой особенно подчеркивается важность концепции экосистемы. Не лишне перечитать книгу «Человек и природа» (написанную в 1864 и переизданную в 1965 г.) вермонтского проповедника Джорджа Перкинса Марша, который анализировал причины гибели древних цивилизаций и предсказал такой же конец современным цивилизациям, если только человечество не осознает важности «экосистемного» взгляда на мир. Особенно рекомендуем ознакомиться с превосходной интерпретацией работы Марша, сделанной Расселом (Russel, 1968) с учетом современных взглядов, а также с обзором философии Леополда в интерпретации Флейдера (Flader, 1979).

3. Изучение экосистем

Определения

При изучении больших сложных экосистем, таких, как озера и леса, экологи используют два подхода: 1) *холистический* (от греч. holós — целый), который предполагает измерение поступлений и выхода энергии и различных веществ, оценку совокупных и эмерджентных свойств целого (см. гл. 1, разд. 3), а затем в случае необходимости — изучение его составных частей; 2) *мерологический* (от греч. merós — часть), при котором сначала изучаются свойства основных частей, а затем эти сведения экстраполируются на систему в целом. В последнее время экологи все чаще пользуются двумя дополнительными подходами, включающими экспериментальные методы и методы моделирования.

Объяснения и примеры

Выдающийся американский эколог Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1964) в своем труде «Новый опыт рассмотрения озерного микрокосма» считал, что в работе Бирджа (E. Birge, 1915) по изучению теплового баланса озер были впервые заложены основы холистического подхода. Бирдж сконцентрировал свое внимание не на том, что происходит в озере, а на измерении притока энергии в озеро и оттока энергии из него. В сущности, он рассматривал озеро как *черный ящик* (т. е. любой объект, функция которого может быть описана без выяснения его внутреннего содержания). Хатчинсон противопоставляет этот метод исследования компонентному, или мерологическому, подходу Стефана Форбса (Forbes, 1887), *принявшему его в своей классической работе, на которую* мы уже ссылались в разд. 1. Форбс писал: «Мы рассуждаем о частях системы и пытаемся построить из них целое».

На описательном уровне развития науки столь противоположные подходы на самом деле дополняли друг друга, а не противоречили один другому. Если нет «целого», или «системы», то нам неоткуда будет выделить компоненты, а если нет составных частей, то не может быть целого (вспомним определение понятия «система» на с. 14). Практически же тот или иной подход зависит от цели исследования и в значительной мере от степени взаимосвязанности компонентов. При сильной взаимосвязанности компонентов качественно новые свойства, вероятнее всего, проявятся только на уровне целого. Следовательно, при мерологическом подходе эти важные свойства могут быть упущены. Но, что самое главное, конкретный организм в разных системах может вести себя совершенно по-разному, и эта изменчивость, очевидно, связана с тем, как данный организм взаимодействует с другими компонентами экосистемы. Например, многие насекомые в агроэкосистеме являются опасными вредителями, а в своих естественных местообитаниях они не опасны, так как там их держат под контролем паразиты, конкуренты, хищники или химические ингибиторы.

Иногда лучшим способом понять структуру экосистемы является эксперимент, т. е. нарушение тем или иным способом структуры или функции экосистемы в надежде, что реакция системы на такое нарушение позволит проверить гипотезы, основанные на наблюдениях. В последние годы «стрессовая», или «пертурбационная» (от лат. perturbare — нарушать), экология стала важной областью исследований [см.: Труды международного симпозиума/Под ред. Баррета и Розенберга (Barrett, Rosenberg, 1982)]. Помимо вмешательства в саму систему можно создавать модели и манипулировать с ними, о чем уже кратко было сказано в гл. 1. При чтении этой книги вы встретите примеры всех перечисленных подходов.

4. Биологическая регуляция геохимической среды: гипотеза Геи

Определения

Отдельные организмы не только сами приспосабливаются к физической среде, но и своей совместной деятельностью в экосистемах приспосабливают геохимическую среду к своим биологическим потребностям. Таким образом, сообщества организмов, а так-

же их среда обитания развиваются как единое целое. Тот факт, что химия атмосферы и сильно забуференная физическая среда Земли резко отличаются от условий на любой другой планете Солнечной системы, привел к созданию *гипотезы Геи*, согласно которой организмы, особенно микроорганизмы вместе с физической средой, образуют сложную систему регуляции, поддерживающую на Земле условия, благоприятные для жизни (Lovelock, 1979).

Объяснения

Всем известно, что абиотическая среда («физические факторы») контролирует деятельность организмов, однако не все понимают, что организмы в свою очередь влияют на абиотическую среду и контролируют ее самыми разнообразными способами. Организмы постоянно изменяют физическую и химическую природу инертных веществ, отдавая в среду новые соединения и источники энергии. Так, состав морской воды и донных илов моря в значительной мере определяется активностью морских организмов. Растения, живущие на песчаной дюне, образуют на ней почву, совершенно отличную от исходного субстрата. Яркий пример того, как организмы изменяют абиотическую среду, — коралловый атолл в южной части Тихого океана. Из простого сырья, предоставляемого морем, животные (кораллы) и растения строят целые острова. Организмы контролируют даже состав нашей атмосферы.

Это распространение биологического контроля на глобальный уровень стало основой *гипотезы Геи* (Гея — древнегреческая богиня Земли), созданной Джеймсом Лавлоком (James Lovelock). Физик, изобретатель и инженер Джеймс Лавлок и микробиолог Линн Маргулис (Lynn Margulis) изложили гипотезу Геи в ряде статей и в недавно выпущенной книге (Lovelock, 1979; Lovelock, Margulis, 1973; Margulis, Lovelock, 1974, 1975; Lovelock, Epton, 1975). Они пришли к выводу, что состав атмосферы Земли с ее уникально высоким содержанием кислорода и низким содержанием двуокиси углерода, а также умеренные температурные условия и условия кислотности на поверхности Земли нельзя объяснить, если не учитывать, что основную роль здесь сыграла буферная активность ранних форм жизни. Она продолжалась координированной активностью растений и микроорганизмов, сглаживающей колебания физических факторов, которые проявились бы в отсутствие хорошо организованных живых систем. Например, аммиак, выделяемый организмами, поддерживает в почвах и донных осадках pH, благоприятный для жизнедеятельности самых разнообразных организмов. Без этого продукта жизнедеятельности организмов значение pH в почве могло бы стать таким низким, что лишь очень немногие виды организмов оказались способными выжить в таких условиях.

Таблица 2.1. Сравнение состава атмосферы и температурных условий на Марсе, Венере, Земле и гипотетической Земле без жизни. (По Lovelock, 1979.)

	Марс	Венера	Земля без жизни	Земля
Содержание газов в атмосфере, %				
Двуокись углерода	95	98	98	0,03
Азот	2,7	1,9	1,9	79
Кислород	0,13	Следы	Следы	21
Температура поверхности, °С	—53	477	290±50	13

В табл. 2.1 сравнивается состав атмосферы Земли с гипотетической атмосферой, которая имелась бы на безжизненной Земле, и с атмосферой Марса, где если и есть жизнь, то совершенно ясно, что она не контролирует физическую среду. Иными словами, представление о том, что сначала в результате чисто случайного взаимодействия физических сил на Земле возникла атмосфера, благоприятная для поддержания жизни, а затем уже появилась и сама жизнь, приспосабливающаяся к этим условиям, неверно. Вероятнее всего, что именно организмы играли основную роль в развитии и регуляции геохимической среды, благоприятной для них. Лавлок и Маргулис рассматривают сложную сеть микроорганизмов «коричневого пояса» как тонкую регулирующую систему, функционирующую по принципу хемостата и несколько напоминающую систему кондиционирования, которая поддерживает пригодные для жизни условия в небоскребе. Эта регулирующая система («Гея») делает Землю сложной, но единой кибернетической системой (см. разд. 6 этой главы). Все это весьма гипотетично. К удовлетворению многих скептиков пока не найдена реальная сеть системы контроля, хотя большинство признают сильное биологическое влияние на атмосферу. Лавлок согласен, что «поиски Геи» могут быть долгими и трудными, поскольку в интегрированном механизме регуляции такого масштаба должны участвовать сотни разных процессов.

Человек, несомненно, интенсивнее, чем другие организмы, пытается изменять физические условия среды для удовлетворения своих непосредственных нужд, не замечая при этом, что рубит сук, на котором сидит. Уничтожаются биотические компоненты, физиологически необходимые для нашего существования, нарушаются глобальные равновесия. Поскольку человек относится и к гетеротрофным и к фаготрофным организмам, процветающим на вершине сложных пищевых цепей, он зависит от природной среды, несмотря на все совершенство развитой им техники. Наши огромные города — всего лишь паразиты на биосфере, если рассматривать их, исходя из потребностей человека в *ресурсах жиз-*

необеспечения, о которых мы уже говорили, т. е. потребности в воздухе, воде, горючем и пище. Чем крупнее и благоустроеннее становятся города, тем больше ресурсов им требуется от окружающей местности и тем больше опасность того, что они нанесут ущерб своему «хозяину» — природной среде.

Предложенная Лавлоком гипотеза Геи указывает на важность изучения и сохранения регулирующих механизмов, которые позволяют биосфере приспособиться по крайней мере к некоторому количеству не сосредоточенных в одной точке загрязнений, например загрязнений двуокисью углерода, «теплом», окислами азота и т. д. Соответственно, стремясь всеми средствами снизить уровень загрязнения, человек должен также сохранять целостность и крупномасштабность буферной системы жизнеобеспечения.

Примеры

Одна из классических работ, которые должны считаться обязательными в списке рекомендуемой литературы для каждого, кто изучает экологию, — это опубликованная в 1958 г. обзорно-теоретическая работа «Биологический контроль химических факторов среды» Альфреда Редфилда. Редфилд собрал данные, свидетельствующие о том, что кислород воздуха и нитраты, содержащиеся в морской воде, образованы в результате *жизнедеятельности* организмов и в значительной степени контролируются ею и, кроме того, что количество этих жизненно важных веществ в море определяется биологическим круговоротом фосфора. По своей слаженности и безукоризненной организации эту систему можно сравнить с превосходными часами, но в отличие от часов «заводной механизм» моря не сконструирован инженерами и действие его нам малопонятно. В небольшой книге Лавлока (Lovelock, 1979), на которую мы уже ссылались, делается попытка экстраполировать гипотезу Редфилда на глобальный уровень; эту книгу и книгу Дженча «Самоорганизующаяся Вселенная» (Jantsch, 1980) также рекомендуется прочитать.

Меднорудные разработки в Копперхилле (шт. Теннесси) служат впечатляющим примером последствий катастрофического снижения численности организмов, приведшего к нарушению структуры системы и в результате к крайней чувствительности на воздействие физических факторов. В окрестностях этих разработок дым медеплавильных печей на обширной площади погубил всю растительность. При способе выплавки меди, известном как «обжигание», поджигают огромные кучи руды, сырых дров и кокса. Эти кучи затем долго тлеют, испуская кислый дым. Впоследствии оголенная почва подверглась эрозии, и возникла пустыня внушительных размеров, несколько напоминающая марсианский ландшафт (рис. 2.5). Кроме того, на большой территории

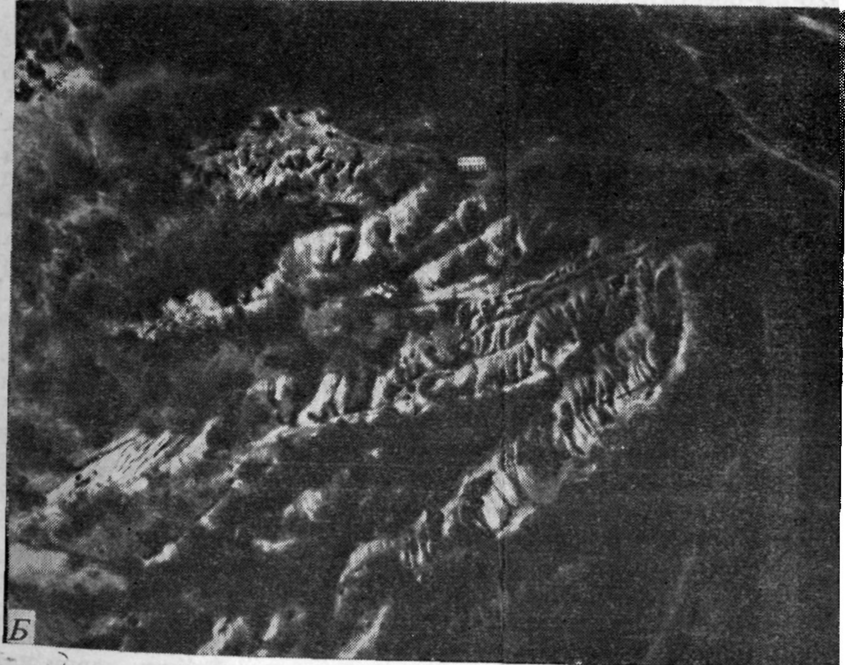


Рис. 2.5. *А*. Вид района разработок медной руды в Копперхилле (шт. Теннесси) дает представление о том, как выглядела бы Земля, лишенная жизни. Эту территорию когда-то покрывали роскошные леса; затем вся растительность была уничтожена дымом медеплавильных печей. Хотя при современных методах обработки руды дым не образуется, растительность до сих пор не восстановилась. *Б*. Некогда плодородные почвы (шт. Миссисипи), уничтоженные эрозией почвы. Результат неправильного использования земель — заброшенные дома, разоренные люди. (Оба снимка предоставлены Службой леса США.)

в округе был сведен лес, который использовали в качестве дров для обжига. Хотя усовершенствованные методы плавки сократили образование дыма, на сильно эродированных площадях растительность так и не смогла восстановиться, а окружающие ее территории восстанавливаются очень медленно. Попытки искусственного облесения с применением больших доз минеральных удобрений или осадков сточных вод оказались более удачными. Сеянцам сосны, инокулированным симбиотическими микоризными грибами, помогающими дереву извлекать элементы питания из обедненных почв (см. рис. 7.10), удается выжить самостоятельно при использовании больших доз удобрений. По крайней мере такие эксперименты показывают, что локально поврежденные экосистемы могут быть восстановлены, но лишь с большими трудовыми и финансовыми затратами. В порядке общего образования каждому следовало бы посетить Копперхилл, или какую-либо другую местность, пострадавшую от сильной эрозии, или открытые горные разработки и задаться вопросом: сколько будет стоить нам, налогоплательщикам, восстановление таких земель и какая часть нанесенного ущерба была бессмысленной и могла бы быть предотвращена?

Копперхилл преподносит нам важные экономические и политические уроки. Если одна отрасль промышленности использует все ресурсы жизнеобеспечения обширной местности и, как в случае Копперхилла, уничтожает часть этой местности, то дальнейшее экономическое развитие становится здесь невозможным. Сюда не может пробиться никакая другая промышленность, никакой другой бизнес, не связанный непосредственно с уже существующей здесь отраслью индустрии, поскольку окружающая среда, способная поддержать что-либо другое, здесь уже уничтожена. Население такого района страдает от загрязненной среды и, если можно так сказать, синдрома «одной индустрии», для которого характерны политическое доминирование хозяев этой индустрии и культурный застой. Кроме того, доход от добывающей промышленности такого типа не остается или почти не остается в этой области; капитал вывозится в другие районы, где еще возможно экономическое развитие. Историки Дж. Кобб и Т. Дайер (Cobb, Dyer, 1979) описали политическую борьбу между штатами Джорджия и Теннесси вокруг попыток сдержать загрязнение Копперхилла. Борьба продолжалась почти три четверти века. Джорджия, которая получала от Копперхилла одни неприятности, давно начала требовать проведения мер по охране окружающей среды и здоровья людей, а штат Теннесси, куда стекала большая часть прибылей, постоянно сопротивлялся любым попыткам изменить существующее положение. Лишь после многолетних судебных сражений, закончившихся решением Верховного Суда США, медной компании пришлось начать модернизацию своих методов, чтобы уменьшить интенсивность «кислых дождей». Разумеется, сегодня ограничительные меры по отношению к такому «точечному источнику» загрязнения были бы приняты быстрее; но и сейчас не такие концентрированные, но распространяющиеся из крупных промышленных районов на обширную территорию «кислые дожди» создают критическое положение в Северной Европе, на востоке США и Канады и в других местах земного шара. Продолжается и политическая борьба между защитой окружающей среды и близорукой погоней за прибылями, но борьба эта ведется уже на региональном и глобальном уровнях, а не только на локальном. Острота этих конфликтов, несомненно, будет возрастать, пока большая часть человечества не осознает не только опасность выхода загрязнения среды из-под контроля, но и то, что корректирующую или превентивную технологию можно применить до того, как загрязнения превзойдут допустимый уровень.

Г. Хардин (Hardin, 1968) метко назвал такое положение «трагедией общих ресурсов». К общим ресурсам Хардин относит, например, воздух, море, государственные земли, т. е. ресурсы, которыми может пользоваться каждый. Если только общество не договорится о каких-то ограничениях, почти неизбежны перерасход и затем уничтожение этих ресурсов. В 1977 г. под редакцией Хардина и Бодена вышла книга, озаглавленная «Управление общими ресурсами» (Hardin, Boden, «Managing the Commons», 1977), в которой различные авторы предлагают способы избежать «трагедию общих ресурсов».

Методы и перспективы восстановления поврежденных экосистем обсуждались в последние годы на симпозиумах (Cairns et al., 1977; Holdgate, Woodman, 1978; Cairns, 1980). «Текущий ремонт» биосферы, по-видимому, займет важное место в мировой экономике, способствуя преодолению ее кризиса. Во всяком случае, на восстановление и качество биосферы придется обращать больше внимания, поскольку большинство из нас не смогут найти убежище в космических колониях, которые пока нереальны (см. с. 88).

5. Глобальная продукция и распад

Определения

«Каждый год фотосинтезирующими организмами на Земле создается около 10^{17} г (около 100 млрд. т) органического вещества. За этот же промежуток времени приблизительно такое же количество живого вещества окисляется, превращаясь в CO_2 и H_2O в результате дыхания организмов. *Однако этот баланс неточен»* (Vallentyne, 1962). В течение большей части геологического вре-

мени (по крайней мере с начала кембрия, 600 млн. — 1 млрд. лет назад) очень небольшая, но заметная часть продуцируемого органического вещества не расходовалась на дыхание и не разлагалась, а сохранялась либо частично в анаэробных (бескислородных) осадках, либо полностью после захоронения и фоссилизации. Полагают, что такое преобладание органического синтеза над дыханием и явилось основной причиной уменьшения содержания в атмосфере CO_2 и накопления кислорода, концентрация которого в настоящее время весьма высока. Это сделало возможной эволюцию и существование высших форм жизни. Примерно 300 млн. лет назад отмечался особенно большой избыток органической продукции, что привело к образованию горючих ископаемых, за счет которых позже человек смог совершить промышленную революцию. За последние 60 млн. лет выработалось флуктуирующее стационарное состояние для соотношения CO_2 и O_2 в атмосфере, обусловленное сдвигами в биотическом балансе, колебаниями вулканической активности, выветриванием горных пород, осадкообразованием и поступлением солнечной энергии. С флуктуациями содержания CO_2 в атмосфере связаны (и, по-видимому, вызываются ими) периоды потепления и похолодания климата. За последние полвека существенное влияние на состав атмосферы оказала сельскохозяйственная и промышленная деятельность человека — концентрация CO_2 в атмосфере значительно повысилась, что создало серьезную глобальную проблему в связи с возможным изменением климата.

Объяснения

Типы фотосинтеза и организмов-продуцентов. С химической точки зрения процесс фотосинтеза включает запасание части энергии солнечного света в виде потенциальной, или «связанной», энергии пищи. Общее уравнение окислительно-восстановительной реакции можно записать следующим образом:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow[\text{света}]{\text{Энергия}} (CH_2O) + H_2O + 2A;$$

окисление описывается уравнением

$$2H_2A \longrightarrow 4H + 2A,$$

а восстановление —

$$4H + CO_2 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O.$$

Для зеленых растений (водорослей, высших растений) A — это кислород; вода окисляется с высвобождением газообразного кислорода, а двуокись углерода восстанавливается до углеводов (CH_2O) с высвобождением воды. При бактериальном фотосинтезе, напротив, H_2A (восстановитель) не вода, а либо неорганическое соединение серы, например сероводород H_2S, как у зеленых и пурпурных серобактерий (Chlorobacteriaceae и Thiorhodaceae), либо органическое соединение, как у пурпурных и бурых несерных бактерий (Athiorhodaceae). Соответственно при бактериальном фотосинтезе этих типов *кислород не выделяется.*

Фотосинтезирующие бактерии в основном водные (морские и пресноводные) организмы; в большинстве случаев они играют незначительную роль в продукции органического вещества. Но они способны функционировать в условиях, в общем неблагоприятных для большинства зеленых растений, и в водных отложениях участвуют в круговороте некоторых элементов. Например, зеленые и пурпурные серобактерии играют важную роль в круговороте серы (см. рис. 4.5). Эти облигатные анаэробы (способные к жизнедеятельности только в отсутствие кислорода) встречаются в граничном слое между окисленными и восстановленными зонами в осадках или воде, там, куда свет почти не проникает. Эти бактерии можно наблюдать в илистых отложениях литорали, где они часто образуют отчетливые розовые или пурпурные слои непосредственно под верхними зелеными слоями живущих в иле водорослей (иными словами, у самой верхней границы анаэробной, или восстановленной, зоны, где имеется свет, но мало кислорода). При исследовании японских озер (Takahashi, Ichimura, 1968) было рассчитано, что на долю фотосинтезирующих серобактерий в большинстве озер приходится только 3—5% общей годовой продукции фотосинтеза, но в стоячих озерах, богатых H_2S, эта доля повышается до 25%. Несерные фотосинтезирующие бактерии, напротив, как правило, являются факультативными аэробами (способны функционировать и в присутствии, и в отсутствие кислорода). В отсутствие света они, подобно многим водорослям, могут вести себя как гетеротрофы. Таким образом, бактериальный фотосинтез может быть полезен в загрязненных и эвтрофных водах, в связи с чем сейчас усиливается его изучение, но он не может заменить «настоящий» фотосинтез с выделением кислорода, от которого зависит вся жизнь на Земле.

Недавние открытия, показавшие, что у высших растений имеются разные биохимические пути восстановления двуокиси углерода (см. уравнение восстановления на с. 42), имеют важное значение для экологии. У большинства растений фиксация двуокиси углерода идет по *C_3-пентозофосфатному пути*, или *циклу Кальвина*; этот путь много лет считался единственно возможным при фотосинтезе. Но в 60-х годах этого века несколько физиологов растений, в том числе Хэтч (Hatch) и Слэк (Slack) в Австралии, обнаружили, что у некоторых растений восстановление двуокиси углерода происходит иначе, по циклу *C_4-дикарбоновых кислот.* У этих последних растений в обкладке проводящих пуч-

ков (вокруг жилок листа) имеются крупные хлоропласты. Эта отличительная морфологическая особенность была отмечена еще сто лет назад, но никто не предполагал, что она свидетельствует о принципиальном физиологическом различии. Оказалось, что растения с циклом дикарбоновых кислот иначе, чем обычные, реагируют на свет, температуру и воду. При обсуждении экологических следствий этих особенностей растения в соответствии с характером протекающих у них процессов фотосинтеза называют *C_3-растениями* или *C_4-растениями*.

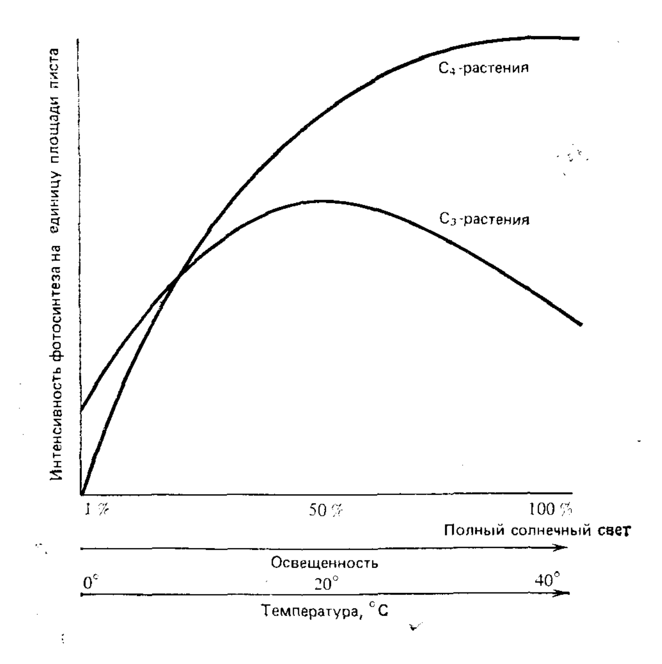


Рис. 2.6. Сравнение фотосинтеза у C_3- и C_4-растений при увеличении освещенности и повышении температуры. Объяснения см. в тексте.

На рис. 2.6 сравнивается реакция растений C_3 и C_4 на свет и температуру. У первых максимальная интенсивность фотосинтеза (на единицу поверхности листа) обычно наблюдается при умеренной освещенности и температуре, а высокие температуры и яркий солнечный свет подавляют фотосинтез. Напротив, C_4-растения адаптированы к яркому свету и высокой температуре и в таких условиях значительно превосходят по продуктивности C_3-растения. Кроме того, они более эффективно используют воду: как правило, на производство 1 г сухого вещества им требуется менее 400 г воды, а C_3-растениям — от 400 до 1000 г воды. К тому же фотосинтез у C_4-растений не ингибируется высокими концентрациями кислорода, как это происходит у C_3-видов. Одна из причин того, что C_4-растения более эффективны у верхних пределов световой и температурной шкал, состоит в том, что у них невелико фотодыхание, т. е. при увеличении освещенности продукты фотосинтеза не тратятся на дыхание. Некоторые C_4-растения, по-видимому, более устойчивы к поеданию насекомыми (Caswell et al., 1973), хотя этот вопрос изучен еще не до конца. Возможно, эта особенность связана с низким содержанием белка у таких растений. Вместе с тем Хейнс и Хэнсон (Haines, Hanson, 1979) обнаружили, что для консументов с засоленного марша детрит из C_4-растений оказался более питательным, чем детрит из C_3-растений.

C_4-фотосинтез особенно характерен для растений семейства злаков (Gramineae), но встречается и у растений многих других семейств, как однодольных, так и двудольных. Как и следовало ожидать, C_4-виды преобладают среди растительности пустынь и степей в теплом и тропическом климате и редки в лесах и на туманном севере, где освещенность и температуры низкие. В табл. 2.2 представлены данные, свидетельствующие об увеличении доли C_4-видов вдоль градиента от прохладных влажных прерий Центрального Запада США до жарких сухих пустынь Юго-Востока, а также о характере изменения соотношения C_4/C_3 по сезонам в пустынях умеренной зоны. Не удивительно, что росичка, этот печально известный сорняк газонов в пригородных поселках, относится к C_4-видам, подобно ряду других сорняков, процветающих на созданных человеком хорошо прогреваемых открытых участках. Более детальное сравнение C_3- и C_4-растений можно найти в работах Блэка (Black, 1971), Бьёркмана и Бири (Bjorkman, Beery, 1973) и Бири (Beery, 1975).

Таблица 2.2. Доля видов C_4-растений в прериях и пустынях США по трансекте восток—запад.

	Число C_4-видов, %
Высокотравная прерия	50
Смешанный грасленд	67
Низкотравный грасленд	100
Пустынные летние однолетники	100
Пустынные зимние однолетники	0

Хотя в пересчете на площадь листвы эффективность фотосинтеза у C_3-растений ниже, эти растения создают бо́льшую часть фотосинтетической продукции мира, возможно, потому, что они более конкурентоспособны в смешанных сообществах, где расте-

ния затеняют друг друга и где освещенность, температура и другие факторы ближе к средним значениям, чем к предельным (из фиг. 2.6 видно, что C_3-растения превосходят C_4-растения при слабой освещенности и низкой температуре). Это еще один хороший пример принципа, гласящего, что «целое — не просто сумма частей». Выживание наиболее приспособленных в реальном мире — не всегда выживание видов, физиологически более эффективных в оптимальных условиях в монокультуре; чаще выживают виды, преуспевающие в смешанной культуре в изменчивых и не всегда оптимальных условиях. Иными словами, то, что эффективно в изоляции, не обязательно эффективно в сообществе, где на естественный отбор сильно влияют межвидовые взаимодействия.

Растения, которые в настоящее время играют главную роль в питании человечества, такие, как пшеница, рис, картофель и большая часть овощей, относятся в основном к C_3-видам, поскольку культуры, пригодные для интенсивного механизированного земледелия, были выведены преимущественно в умеренной зоне Северного полушария. Культуры тропического происхождения, например кукуруза, сорго и сахарный тростник, относятся к C_4-растениям. Очевидно, следовало бы вывести больше C_4-сортов растений для возделывания их в орошаемых пустынях и в тропиках.

Недавно был открыт еще один способ фотосинтеза, приспособленный к условиям пустынь и получивший название САМ-метаболизм[1]. У некоторых суккулентов пустыни, в том числе кактусов, устьица на протяжении жаркого дня закрыты и открываются только прохладной ночью. Двуокись углерода, поглощаемая через устьица, накапливается в форме органических кислот (отсюда и название) и фиксируется в углеводах только на следующий день. Такая задержка фотосинтеза значительно уменьшает дневные потери воды, усиливая этим способность суккулентных растений сохранять водный баланс и запасы воды.

Микроорганизмы, которых называют *хемосинтезирующими бактериями*, относятся к *хемолитотрофам*, потому что они получают энергию для включения двуокиси углерода в состав компонентов клетки не за счет фотосинтеза, а в результате химического окисления простых неорганических соединений, например аммиака (в нитрит), нитрита (в нитрат), сульфида (в серу), двухвалентного железа (в трехвалентное). Такие микроорганизмы могут расти в темноте, но большинству из них нужен кислород. В качестве примеров можно привести серобактерии *Thiobacillus*, встречающиеся в изобилии в серных источниках, а также различные азотные бактерии, играющие важную роль в круговороте азота.

[1] Сокращение английских слов crassulacean acid metabolism, т. е. кислотный метаболизм толстянковых. — *Прим. перев.*

Хемолитотрофы участвуют в основном во вторичном использовании углерода, а не в образовании первичной продукции, так как в конечном счете источником энергии для них служит органическое вещество, полученное в процессе фотосинтеза.

Однако недавно были открыты уникальные глубоководные экосистемы, функционирование которых целиком основано на активности хемосинтезирующих бактерий, не зависящих от продуктов фотосинтеза. Эти экосистемы существуют в абсолютной темноте, где происходит спрединг дна океана, создавая выходы горячей воды, богатой минеральными солями и серой. Здесь обитают различные морские животные, в том числе двустворчатые моллюски длиной около 30 см и необычные трехметровые черви. Они получают энергию от бактерий, использующих сульфиды и, возможно, другие неорганические соединения, а также CO_2 и O_2 (их изображения см. в работе Ballard, Grassle, 1979). Некоторые из этих животных непосредственно питаются серобактериями, у других, по-видимому, серобактерии постоянно обитают в кишечнике. Перед нами — настоящая древняя геотермальная экосистема, так как восстановленные соединения серы, служащие источником энергии для нее, образуются за счет тепла земного ядра. Это любопытное исключение из общего правила, согласно которому процесс производства пищи инициируют свет и зеленые растения (Karl et al., 1980).

Благодаря способности функционировать в отсутствие света — в осадках, почве и на дне океанов хемосинтезирующие бактерии не только играют роль в извлечении минеральных питательных веществ, но, как показал русский гидробиолог И. Т. Сорокин (1966), они используют энергию (вторично используя углерод, о чем упоминалось выше), которая иначе была бы недоступна для консументов.

Большинство высших (семенных) растений и многие виды водорослей используют только простые неорганические вещества и, следовательно, являются полностью автотрофными. Но некоторые водоросли нуждаются в каком-то одном определенном сложном органическом «ростовом веществе», которое они сами не способны синтезировать. Другие виды нуждаются в двух, трех или многих таких ростовых веществах и, следовательно, являются частично гетеротрофными. Организмы, занимающие промежуточное положение между автотрофами и гетеротрофами, часто называют *ауксотрофными* (от лат. auxiliarius — вспомогательный). (См. обзоры Provasoli, 1966; Hutner, Provasoli, 1964; Lewin, 1963.) Для «страны полуночного солнца» (северной Швеции) Роде (Rodhe, 1955) получил данные, показывающие, что летом фитопланктонные организмы в озерах ведут себя как продуценты, а в течение длинной зимней ночи, продолжающейся несколько месяцев, они, по-видимому, способны утилизировать органическое

вещество, накопившееся в воде, т. е. ведут себя как консументы.

В глобальном масштабе эволюционно наиболее развитые формы жизни можно четко разделить на автотрофов и гетеротрофов, причем для выживания последних необходим газообразный кислород. Но многие виды и штаммы низших микроорганизмов — бактерий, грибов, низших водорослей и простейших — не столь специализированы. Они приспособлены к промежуточному способу существования и могут с автотрофии переключаться на гетеротрофию, жить в присутствии и в отсутствие кислорода.

Типы разложения (катаболизма) и разрушителей. В целом можно сказать, что в природе гетеротрофный процесс разложения примерно уравновешивает автотрофный метаболизм. Если рассматривать разложение в широком смысле слова как «любое биологическое окисление, дающее энергию», то с учетом потребности в кислороде можно выделить несколько типов этого процесса, приблизительно аналогичных типам фотосинтеза.

1. Аэробное дыхание — акцептором электронов (окислителем) служит газообразный (молекулярный) кислород.

2. Анаэробное дыхание протекает без участия газообразного кислорода. Акцептором электронов (окислителем) служит не кислород, а какое-либо другое неорганическое или органическое соединение.

3. Брожение тоже анаэробный процесс, но окисляемое органическое соединение само служит акцептором электронов (окислителем).

Аэробное дыхание (тип 1) — процесс, обратный «нормальному» фотосинтезу; в этом процессе синтезированное органическое вещество (CH_2O) вновь разлагается с образованием CO_2 и H_2O и с высвобождением энергии. Все высшие растения и животные и большинство представителей Monera и Protista (рис. 2.4) получают энергию для поддержания жизнедеятельности и построения клеток именно с помощью этого процесса. В итоге завершенного дыхания образуются CO_2, H_2O и вещества клетки, однако процесс может идти не до конца, и в результате такого незавершенного дыхания образуются органические соединения, еще содержащие некоторое количество энергии, которая в дальнейшем может быть использована другими организмами (процессы типа 2 и 3).

Бескислородное дыхание служит основой жизнедеятельности главным образом у сапрофагов (бактерии, дрожжи, плесневые грибы, простейшие), хотя как звено метаболизма оно может встречаться и в некоторых тканях высших животных. Хороший пример облигатных анаэробов — метановые бактерии, которые разлагают органические соединения, образуя метан (CH_4) путем восстановления либо органического углерода, либо углерода карбонатов (таким образом, дыхание у них может происходить по типам 2 и 3). Метан, часто именуемый болотным газом, поднимается к поверхности, где он может либо окислиться, либо, самовоспламеняясь, «превратиться» в НЛО (неопознанный летающий объект)! Метановые бактерии участвуют также в разложении содержимого рубца у домашнего скота и других жвачных животных. Мы расходуем запасы природного газа и других горючих ископаемых, и, возможно, придется одомашнить эти микробы с целью крупномасштабного получения метана из навоза или других органических источников.

Бактерии *Desulfovibrio* — экологически важный пример анаэробного дыхания (тип 2); эти бактерии восстанавливают SO_4 в глубоких отложениях и в бескислородных водах, например в Черном море, до газообразного H_2S. Этот газ может подняться в верхние слои отложений или в поверхностные воды, где его используют другие организмы (например, фотосинтезирующие бактерии). К общеизвестным организмам, использующим брожение (тип 4), относятся, разумеется, дрожжи. Они имеют большую практическую ценность для человека, но, кроме того, в изобилии встречаются в почве, где играют ключевую роль в разложении растительных остатков.

Как уже указывалось, многие группы бактерий (например, факультативные анаэробы) способны и к аэробному, и к анаэробному дыханию, но конечные продукты этих двух реакций различны и количество высвобождающейся энергии при анаэробном дыхании значительно меньше. На рис. 2.7 представлены результаты интересного исследования, в котором один и тот же вид бактерий, *Aerobacter*, выращивали в анаэробных и аэробных условиях с использованием глюкозы в качестве источника углерода. В присутствии кислорода почти вся глюкоза превращалась в бактериальную биомассу и CO_2; в отсутствие же кислорода разложение было неполным, гораздо меньшая часть глюкозы превращалась в углеродсодержащие вещества клеток и во внешнюю среду выделялся ряд органических соединений. Чтобы окислить их, потребовались бы другие специализированные виды бактерий. Когда скорость поступления органического детрита в почву и донные отложения высока, бактерии, грибы, простейшие и другие организмы создают анаэробные условия, используя кислород быстрее, чем он диффундирует в субстрат. При этом разложение органического вещества не прекращается — оно продолжается, хотя часто в замедленном темпе, если в среде имеются микроорганизмы с достаточно широким диапазоном анаэробных типов метаболизма.

Хотя анаэробные сапрофаги (и облигатные, и факультативные) являются малозаметной частью сообщества, они тем не менее важны для экосистемы, так как лишь они способны к дыханию в лишенных света бескислородных слоях почвы и подвод-

4 Заказ № 1383

ных осадков. Они «спасают» энергию и вещества, которые диффундируют из глубин и становятся доступными для аэробов.

Анаэробные формы жизни представляют первичный мир живого (полагают, что древнейшими формами жизни были анаэробные прокариоты; см. рис. 2.4), на основе которого позднее эволюционировал аэробный мир. Рич (Rich, 1978) так описывает

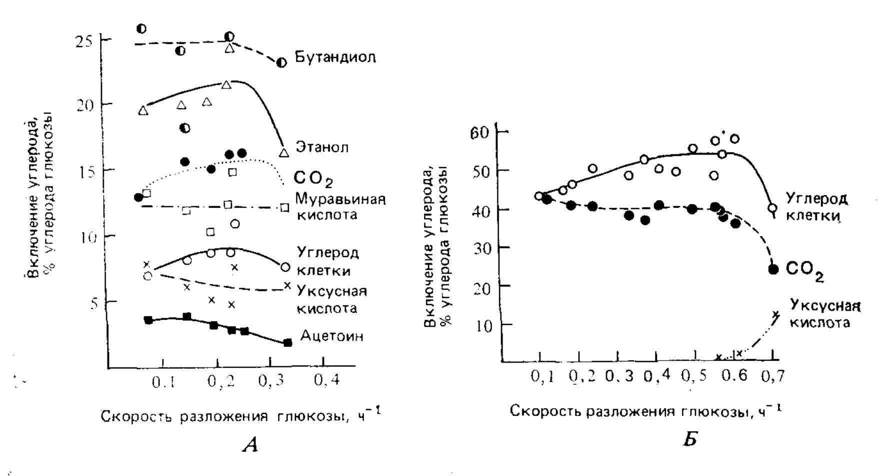


Рис. 2.7. Разложение глюкозы бактерией *Aerobacter* в анаэробных *(А)* и аэробных *(Б)* условиях. Обратите внимание, что в аэробных условиях разложение идет до конца, причем от 40 до 50% исходного углерода глюкозы входит в состав бактериальной биомассы. В анаэробных условиях, напротив, используется лишь около 15% углерода глюкозы и не полностью разложившиеся органические продукты остаются в окружающей среде. Снижение интенсивности включения углерода в клетки и выделения CO_2, а также начало образования уксусной кислоты свидетельствуют о том, что снабжение кислородом ухудшается, вследствие чего возникает ситуация, показанная на рис. *А*. (По Pirt, 1957.)

двухступенчатую эволюцию жизни: «Докембрийские формы жизни появились при увеличении количества свободной энергии, когда в результате удлинения цепи переноса электрона увеличилась высвобождаемая энергия, т. е. повысилось *качество* энергии, доступной организмам. На втором этапе в процессе обычной эволюции энергетическая ценность единицы органического вещества стала фиксированной (конечным акцептором электронов стал кислород) и развитие жизни стало зависеть от *количества* энергии, доступной организмам».

В современном мире восстановленные неорганические и органические соединения, синтезированные микроорганизмами в анаэробных условиях, служат резервуарами углерода для фиксирования энергии в процессе фотосинтеза. Позже в аэробных условиях эти восстановленные соединения используются как

субстраты аэробными хемолитотрофами и гетеротрофами. Таким образом анаэробные и аэробные организмы тесно взаимосвязаны и функционально дополняют друг друга. Так, в системе очистки городских сточных вод, созданной человеком разлагающей субсистеме, для максимальной эффективности используется комбинированная деятельность анаэробных и аэробных сапрофагов.

Разложение: общий обзор. Разложение — результат абиотических, так и биотических процессов. Так, например, степные и лесные пожары — это не только важные лимитирующие или регулирующие факторы, о чем подробнее будет сказано ниже, но и «агенты разложения» детрита, возвращающие большое количество CO_2 и других газов в атмосферу, а минеральных веществ — в почву. Пожар — важный, даже необходимый, процесс в так называемых экосистемах огневого типа, где физические условия таковы, что микроорганизмы-деструкторы не успевают разлагать образующиеся органические остатки. Механическое размельчение органических остатков происходит в результате процессов замораживания и оттаивания и воздействия силы текущей воды. Однако в основном окончательное разложение отмерших растений и животных осуществляют гетеротрофные микроорганизмы или сапрофаги. Разумеется, такое разложение есть результат процесса добывания пищи бактериями и грибами. Таким образом, разложение происходит благодаря преобразованиям энергии внутри организмов и передаче ее между ними. Этот процесс абсолютно необходим для жизни. Прекратись он, все биогенные элементы вскоре оказались бы связанными в мертвых остатках, и стало бы невозможным продолжение жизни. В бактериальных клетках и грибном мицелии имеются наборы ферментов, необходимых для протекания специфических химических реакций. Эти ферменты выделяются в мертвое вещество; некоторые продукты его разложения потребляются разлагающими организмами, для которых они служат пищей, другие остаются в среде; кроме того, некоторые продукты выводятся в среду из клеток. Ни один вид сапротрофов не может осуществить полное разложение отмерших остатков. Однако, как правило, комплекс разрушителей в биосфере состоит из большого числа видов, которые, действуя последовательно, производят полное разложение. Не все части растений и животных разрушаются с одинаковой скоростью. Жиры, сахара и белки разлагаются быстро, но растительная клетчатка, лигнин древесины, хитин, волосы и кости животных разрушаются очень медленно. На рис. 2,8, *А* сравниваются скорости разложения отмершей травяной массы спартины и остатков манящих крабов, помещенных в сетчатые нейлоновые мешочки, в засоленном марше штата Джорджия. Обратите внимание, что большая часть животных остатков и около 25% сухой массы остатков морской травы разложилось примерно за 2 мес,

Рис. 2.8. Два аспекта разложения в экосистеме соленого марша в Джорджии. *А*. Степень разложения (в %) отмершей болотной травы *Spartina alterniflora (I)* и манящих крабов *Uca pugnax (II)*, помещенных в мешочки из редкой нейлоновой ткани в приливной зоне марша. *Б*. Обогащение детрита травы белком в результате деятельности микроорганизмов на последних стадиях разложения частиц детрита. (По E. Odum, de la Cruz, 1967.) Животные, питающиеся в донных отложениях (улитки, черви, двустворчатые моллюски, креветки, рыбы), часто избирательно поедают более питательные мелкие частицы (см. Newell, 1965; W. Odum, 1968). *I* — безазотистый экстракт; *II* — грубые волокна; *III* — белки; *IV*—жиры.

а остальные 75% травяных остатков, в основном клетчатка, разлагались медленнее. Через 10 мес оставалось еще 40% травяной массы, но остатки крабов исчезли полностью. По мере того как детрит размельчается и удаляется из мешочка, оставшаяся часть в результате активной жизнедеятельности микроорганизмов обогащается белком (рис. 2.8, *Б*); благодаря этому она становится более питательной для детритоядных животных (Odum, de la

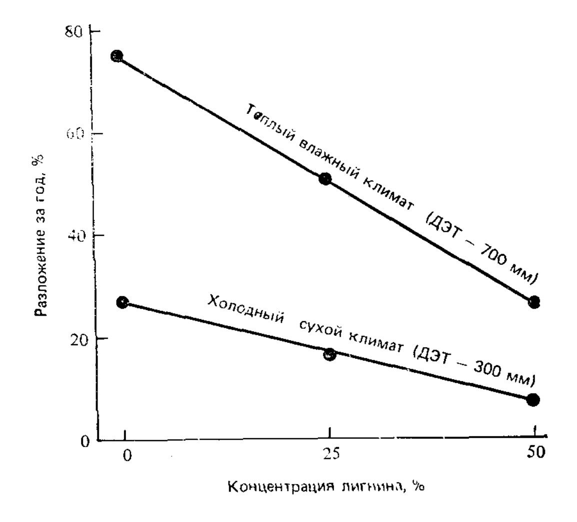


Рис. 2.9. Зависимость разложения лесной подстилки от содержания лигнина и от климата. ДЭТ — действительная эвапотранспирация. (По Meentemeyer, 1978).

Cruz, 1967; Kaushik, Hynes, 1968). График на рис. 2.9 показывает, что разложение лесного опада (листьев и веточек) очень сильно зависит от содержания в них лигнина (устойчивого полисахарида древесины) и от климатических условий.

Наиболее устойчивым продуктом разложения является *гумус*, или *гумусовые вещества*, который, как уже указывалось, представляет собой обязательный компонент всех экосистем. Удобно различать три стадии разложения: 1) размельчение детрита в результате физического и биологического воздействий, сопровождаемое высвобождением растворенного органического вещества; 2) сравнительно быстрое образование гумуса и высвобождение сапротрофами дополнительного количества растворимых органических веществ; 3) более медленная минерализация гумуса.

Медленные темпы разложения гумуса — один из факторов, обусловливающих запаздывание разложения по сравнению с продукцией и накоплением кислорода (о значении двух последних

процессов говорилось ранее). Обычно гумус имеет вид темного, часто желтовато-коричневого аморфного или коллоидного вещества с довольно неопределенным химическим составом. Физические свойства или химическое строение гумусовых веществ мало различаются в географически удаленных или биологически различных наземных экосистемах, но недавние исследования позволяют

Рис. 2.10. *А*. Возможная модель структуры молекулы гуминовой кислоты, иллюстрирующая основные особенности: наличие ароматических (фенольных) колец (1), циклического азота (2), азотсодержащей боковой цепи (3) и углеводных остатков (4). Все эти особенности строения придают гумусовым веществам высокую устойчивость к разложению. *Б*. Наглядная схема процесса хелатирования. Ион меди (Cu) удерживается, как клешнями краба, парой ковалентных (⟶) и ионных (— и +) связей между двумя молекулами аминокислоты глицина.

предположить, что морские гумусовые вещества имеют иное происхождение и потому иную структуру.

С химической точки зрения гумусовые вещества представляют собой продукты конденсации ароматических соединений (фенолов) с продуктами распада белков и полисахаридов. Модель молекулярной структуры гумуса, полученного из лигноцеллюлозы, приведена на рис. 2.10. Бензольное кольцо фенольного типа и боковые цепи делают такие соединения устойчивыми к микробному разложению. Для расщепления подобных структур, видимо, требуются специальные ферменты типа оксигеназ (Gibson, 1968), которые часто отсутствуют у широко распространенных почвенных и водных сапротрофов. По иронии судьбы многие токсичные

продукты, которые человек вводит сейчас в окружающую среду,— гербициды, пестициды, промышленные отходы — являются производными бензола и из-за своей высокой устойчивости и токсичности представляют серьезную опасность.

В 1925 г. основоположник экологии микроорганизмов С. Н. Виноградский выдвинул идею, согласно которой организмы, разлагающие свежее органическое вещество, представляют собой экологически обособленную флору, отличную от флоры микроорганизмов, разлагающих гумус. Он назвал эти группы соответственно *зимогенными* и *автохтонными* (Виноградский, 1949, с. 473). Однако и до сего дня еще точно не известно, разлагается ли гумус особыми организмами, имеющими специальные ферменты, или же это происходит в результате абиотических химических процессов (а может быть, и обоими путями). Успехи в изучении гумуса незначительны, возможно, потому, что он не поддается обычному анализу в химической лаборатории. Здесь необходимы более интенсивные исследования в природной обстановке, in situ. Одна из таких работ принадлежит Трайбу (Tribe, 1963), который изучал образование гумуса из вещества, помещенного между двумя стеклянными пластинками в почву, откуда эти пластинки можно было периодически извлекать для микроскопирования и химического анализа.

Процесс фоссилизации органического вещества протекает в два этапа: 1) гумификация — фаза, идущая сравнительно быстро, как правило, в присутствии кислорода; 2) карбонификация — фаза очень медленная, идущая в основном в анаэробных условиях. Второй этап ведет к образованию из торфа лигнитов, затем бурого и наконец каменного угля; следует отметить, что в каждом из последовательно образующихся продуктов концентрация углерода возрастает (Hartenstein, 1981).

Детрит, гумусовые вещества и другой органический материал, подвергающийся разложению, играют важную роль в образовании плодородных почв. Присутствие этих продуктов в умеренном количестве придают почве структуру, благоприятную для роста растений. Кроме того, многие органические вещества образуют комплексы с минеральными питательными веществами, что облегчает усвоение этих последних растениями. Примером может служить хелатирование (от греч. chēlē — клешня), процесс, в результате которого образуются комплексы с ионами металлов; эти комплексы остаются в растворе и не обладают токсическим действием в отличие от неорганических солей того же металла. На рис. 2.10, *Б* показано, как пары ковалентных (→) и ионных (— и +) связей между двумя молекулами аминокислоты глицина как клешнями краба удерживают ион меди. Промышленные отходы содержат токсичные металлы в больших концентрациях, однако,

к счастью, хелатирующие агенты, получающиеся в результате естественного разложения органического вещества, ослабляют токсическое влияние металлов на организмы. Например, токсичность меди для фитопланктона коррелирует с концентрацией свободных ионов Cu^{2+}, а не с общим содержанием меди. Поэтому данное количество меди менее токсично в прибрежном местообитании, чем в открытом море, где меньше органического вещества, которое могло бы связать металл в комплексах.

Результаты, получаемые в последнее время, свидетельствуют о том, что фаготрофы, особенно мелкие животные (простейшие, почвенные клещи, коллемболы, нематоды, остракоды, улитки и т. д.), играют более значительную роль в процессах разложения, чем предполагалось ранее. Как показали данные трех экспериментальных исследований, приведенные на рис. 2.11, после селективного удаления этой микрофауны разложение отмершего растительного материала сильно замедляется. Хотя многие питающиеся детритом животные (детритофаги) на самом деле не могут переваривать лигноцеллюлозный комплекс и получают энергию пищи главным образом от микрофлоры, развивающейся на этом же материале, они ускоряют разложение растительного опада различными непрямыми путями: 1) измельчая детрит и таким образом увеличивая площадь поверхности, доступную для воздействия микроорганизмов; 2) вводя в среду белки или ростовые вещества (часто содержащиеся в выделениях животных), стимулирующие рост микроорганизмов; и 3) стимулируя рост и метаболическую активность микробных популяций, постоянно выедая часть бактерий и грибов. Наконец, многие детритоядные животные являются *копрофагами* (от греч. kópros — навоз), т. е. их обычная пища — экскременты, обогащенные питательными веществами за счет жизнедеятельности поселяющихся на них микроорганизмов (Newell, 1965; Frankenberg, Smith, 1967). Например, жук *Popilius*, живущий в трухлявых стволах деревьев, использует свои ходы в древесине как своеобразный «внешний рубец», где экскременты и размельченные частицы древесины обогащаются за счет жизнедеятельности грибов, а затем снова поедаются жуком (Mason, Odum, 1969). В этом случае копрофагия основана на взаимодействии насекомого и гриба — взаимодействии, которое облегчает жуку использование энергии пищи и ускоряет разложение древесины. В море фекалии пелагических оболочников, так называемых сальп, питающихся микрофлорой, отфильтрованной ими из воды, служат, как было показано, важным источником пищи для других морских животных, в том числе для рыб.

Уже давно было высказано предположение, что беспозвоночные способствовали бы работе биологических очистных фильтров (Hawkes, 1963), размельчая субстрат, предназначенный для раз-

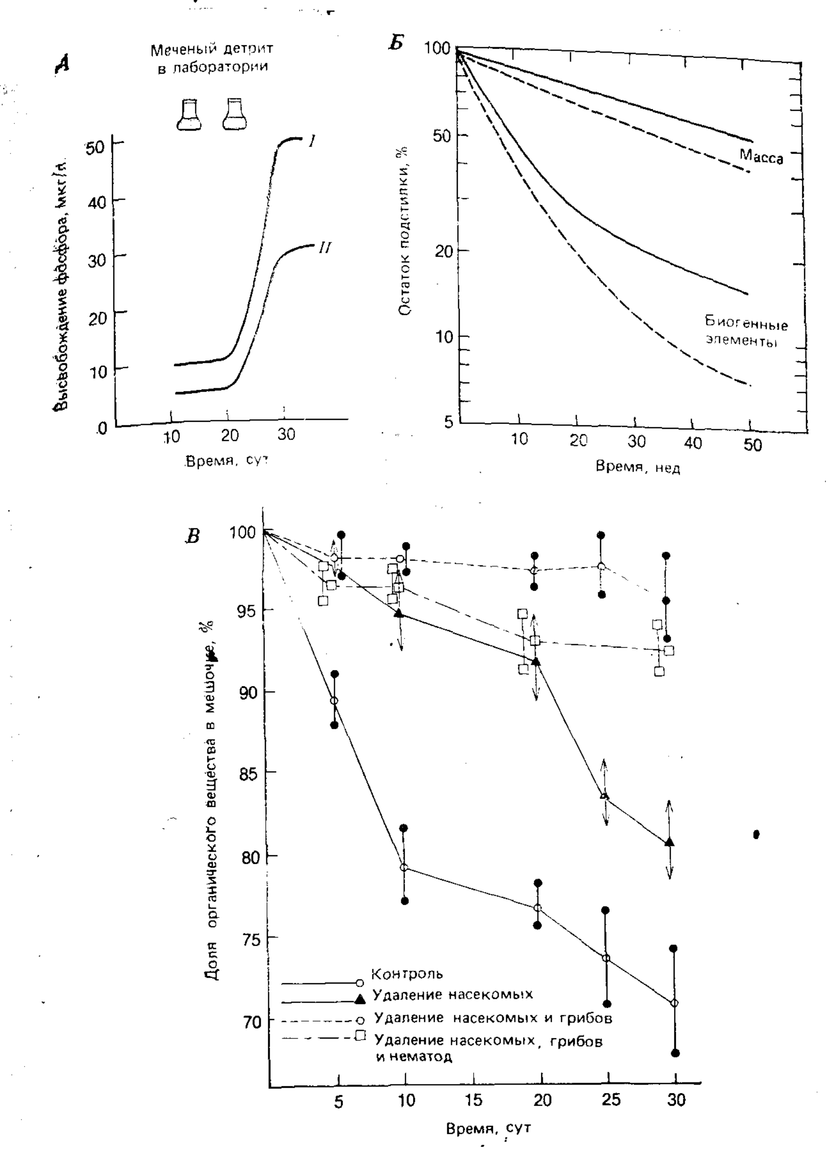


Рис. 2.11. Три эксперимента, демонстрирующие важную роль мелких животных в разложении органических веществ. *А*. Высвобождение в среду меченого фосфора из детрита с соленого марша в лабораторных условиях протекает гораздо быстрее в том случае, если в колбе содержатся не одни бактерии (*II*), а бактерии и простейшие (*I*). (По Johannes, 1965.) *Б*. Уменьшение массы и потеря элементов питания из проб лесной подстилки, помещенных в мешочки, где микрочленистоногие убиты нафталином (который не действует на бактерии и грибы), идут гораздо медленнее (сплошная линия), чем в присутствии микрочленистоногих. (По Crossley, Witkamp, 1964.) *В*. Потеря органического вещества из мешочков с пробами подстилки, закопанными на лугу, значительно замедляется, когда из мешочков избирательно удаляют микрочленистоногих, нематод или грибы. (По Santos et al., 1981.)

ложения бактериями и тем самым ускоряя их действие. Однако серьезно этим вопросом никто не занимался, поскольку инженеры обычно рассматривают «червей» и подобных им животных как помеху и считают, что главное в разложении — бактериальная активность. С 1975 г. в ряде работ были получены данные, свидетельствующие о том, что фаготрофы могут ускорять разложение бытовых отходов.

Основной функцией процесса разложения всегда считалась минерализация органических веществ, в результате чего растения снабжаются минеральным питанием, однако в последнее время этому процессу приписывают еще одну функцию, которая начинает привлекать все большее внимание экологов. Не говоря уже о том, что сапротрофы служат пищей другим животным, органические вещества, выделяемые в среду при разложении, могут сильно влиять на рост других организмов экосистемы. Джулиан Хаксли (Julian Huxley) в 1935 г. предложил для химических веществ, которые оказывают коррелирующее действие на систему через внешнюю среду, термин «наружные диффундирующие гормоны». Лукас (Lucas, 1947) предложил термин «эктокрины» (некоторые авторы предпочитают называть их «экзокринами»). Хорошо выражает смысл понятия и термин «гормоны среды» (environmental hormones), но чаще всего для обозначения веществ, выделяемых одним видом и влияющих на другие, используют термин «вторичные метаболиты». Эти вещества могут быть ингибиторами, как антибиотик пенициллин (продуцируемый плесневым грибом), или стимуляторами, как различные витамины и другие ростовые вещества, например тиамин, витамин B_{12}, биотин, гистидин, урацил и другие; химическая структура многих из этих веществ до сих пор не выяснена.

Основными продуцентами гормонов среды являются, по-видимому, сапротрофы, однако выяснилось, что водоросли также выделяют вещества, сильно влияющие на структуру и функцию водных сообществ. Выделения листьев и корней высших растений, обладающие ингибиторным действием, также играют важную роль в функционировании сообществ. К. Муллер (C. H. Muller) и его сотрудники называют такие выделения «аллелопатическими веществами» (от греч. allēlōn — друг друга, páthos — страдание); они показали, что в сложном взаимодействии с пожарами эти метаболиты регулируют развитие растительности пустынь и зарослей чапараля (Muller et al., 1968). В сухом климате эти выделения имеют тенденцию накапливаться и потому играют большую роль, чем во влажном. Значение биохимических выделений в развитии и внутренней дифференцировке сообществ рассмотрено в работах Уиттэкера и Фини (Whittaker, Feeney, 1970), а также Райса (Rice, 1964).

Подводя итог, можно сказать, что разложение органических остатков — длительный и сложный процесс, контролирующий несколько важных функций экосистемы. Например, в результате этого процесса: 1) возвращаются в круговорот элементы питания, находящиеся в мертвом органическом веществе; 2) образуются хелатные комплексы с элементами питания; 3) с помощью микроорганизмов элементы питания и энергия возвращаются в систему; 4) производится пища для последовательного ряда организмов в детритной пищевой цепи; 5) производятся вторичные метаболиты ингибирующего, стимулирующего и часто регуляторного действия; 6) преобразуются инертные вещества земной поверхности, что приводит к образованию такого уникального природного тела, каким является почва; и 7) поддерживается состав атмосферы, способствующий жизни крупных аэробов, таких, как мы сами.

Общий баланс процессов продукции и разложения. Хотя в природе имеется широкий спектр организмов с самыми разнообразными функциями, разделение их на автотрофов, фаготрофов и сапротрофов — весьма удобный способ систематизации при описании экологической структуры сообществ, подобно тому как «продукция», «потребление» и «разложение» служат полезными представлениями при описании функций сообщества в целом. Эти и другие экологические категории относятся *к функциям, а не к видам как таковым*, поскольку популяция конкретного вида может выполнять не одну, а несколько основных функций. Как уже отмечалось, для эволюционно более продвинутых форм обычно характерен довольно узкий диапазон функций. Отдельным видам бактерий, грибов, простейших и водорослей может быть свойствен высокоспециализированный метаболизм, но эти низшие типы, рассматриваемые в целом, крайне разнообразны по своим возможностям и способны выполнять почти все возможные биохимические превращения. Хотя мы считаем микроорганизмы «примитивными», человек и другие так называемые «высшие» организмы не могли бы жить без микробов, которых Коул (Cole, 1966) назвал «дружественными»; быстро приспосабливаясь к меняющимся условиям, они обеспечивают «тонкую настройку», поддерживающую стабильность экосистемы.

Как подчеркивалось в разделе «Определения», для биосферы в целом важнейшее значение имеет отставание процесса полной гетеротрофной утилизации и разложения продуктов автотрофного метаболизма от процесса их создания, поскольку именно отставание обусловило накопление в недрах горючих ископаемых, а в атмосфере — кислорода. Таким образом, крайнюю озабоченность должна вызывать деятельность человека, который хотя и ненамеренно, но очень значительно ускоряет процессы разложения: 1) сжигая органическое вещество, накопленное в горючих иско-

паемых; 2) ведя интенсивное сельское хозяйство, ускоряющее разложение гумуса; 3) сводя леса во всем мире и сжигая древесину (которая остается основным источником энергии для двух третей человечества, живущих в экономически развивающихся странах). В результате всех этих видов деятельности в воздух выбрасывается CO_2, до того фиксированная в угле, нефти, древесине и в гумусе мощных лесных почв. Количество CO_2, поступающее в атмосферу в результате хозяйственной деятельности человека, все еще невелико по сравнению с количеством, уже находящимся в обращении, тем не менее с 1900 г. концентрация CO_2 в атмосфере возросла. Возможные последствия этого (изменение климата) будут рассмотрены в гл. 4.

6. Кибернетическая природа и стабильность экосистем

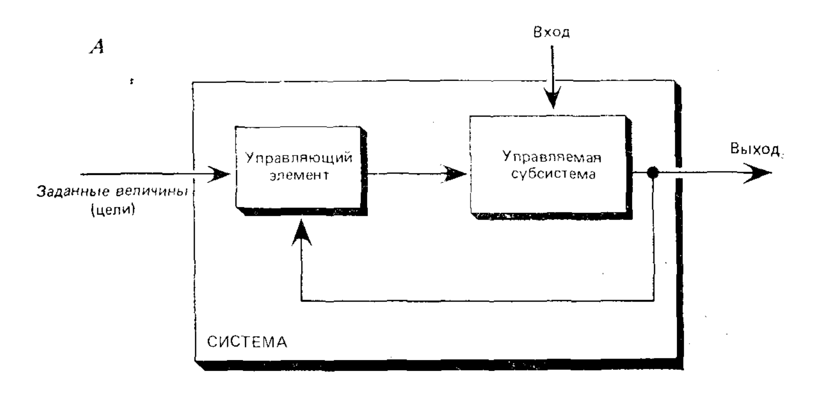
Определения

Помимо потоков энергии и круговоротов веществ, о чем уже упоминалось в разд. 1 (подробнее об этом см. гл. 3 и 4), экосистемы характеризуются развитыми информационными сетями, включающими потоки физических и химических сигналов, связывающих все части системы и управляющих (или регулирующих) ею как одним целым. Поэтому можно считать, что экосистемы имеют кибернетическую (от греч. kybernētikē — искусство управления) природу, хотя в отличие от созданных человеком кибернетических устройств ее управляющие функции сосредоточены внутри нее и диффузны (а не направлены вовне и специализированы). Избыточность (когда какая-то функция может выполняться не одним, а несколькими видами или компонентами) повышает стабильность системы. Степень достигаемой стабильности весьма различна и зависит как от жесткости окружающей среды, так и от эффективности внутренних управляющих механизмов. Выделяют два типа стабильности: *резистентная устойчивость* (способность оставаться в устойчивом состоянии под нагрузкой) и *упругая устойчивость* (способность быстро восстанавливаться); эти два типа стабильности связывает обратная зависимость.

Объяснения и примеры

Элементарные принципы кибернетики схематически представлены на рис. 2.12, где сравнивается целенаправленная автоматическая система управления с особым, как в механическом устройстве, внешним управлением (*А*) и экосистема — нетелеологическая система с диффузной регуляцией входящих в нее субсистем

(*Б*). В обоих случаях управление основано на *обратной связи*, которая осуществляется, когда часть сигналов с выхода поступает на вход. Если эта обратная связь положительна (как доходы по сложному проценту, которые становятся частью основного капитала), то значение управляемой переменной возрастает. *Положительная обратная связь* — это связь, усиливающая отклонения, и, без сомнения, она в значительной степени определяет рост и выживание организмов. Однако, для того чтобы действительно осуществлять контроль — например, избегать перегрева помещения или перенаселения — необходима также и *отрица-*



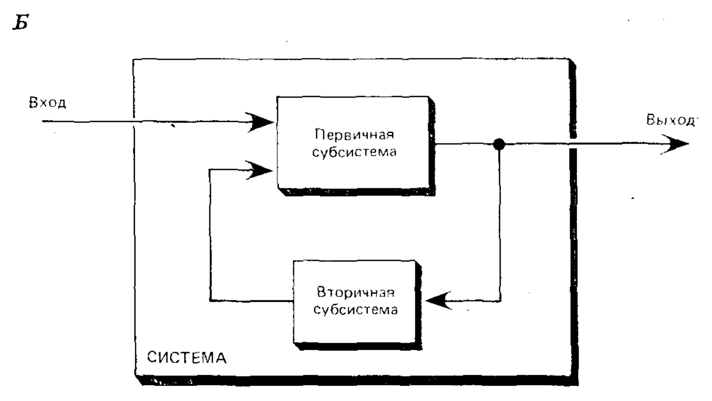


Рис. 2.12. Системы с обратной связью. *А*. Модель, пригодная для имитации искусственных автоматических управляющих систем и гомеостатических целенаправленных организменных систем. *Б*. Модель нетелеологических (нецеленаправленных) систем, в том числе экосистем, в которых управляющие механизмы рассеяны внутри системы и основаны на взаимодействии между первичной и вторичной субсистемами. (По Patten, Odum, 1981.)

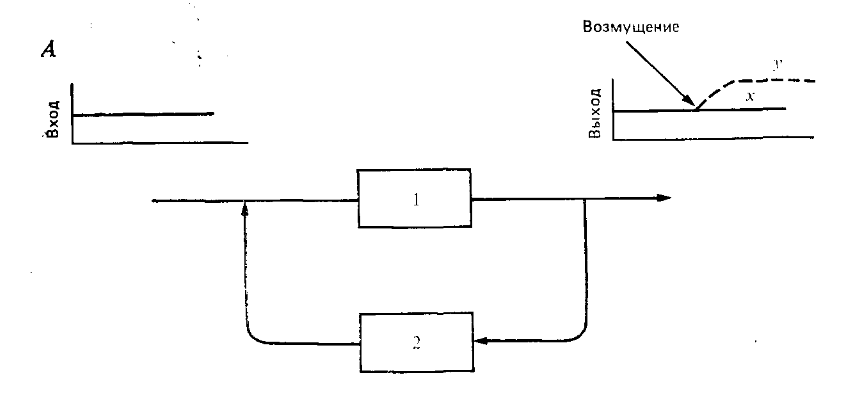
тельная обратная связь, уменьшающая отклонения на входе. Энергия сигнала отрицательной обратной связи крайне мала по сравнению с потоком энергии через систему, идет ли речь об устройстве регулируемой системы отопления дома, об организме или об экосистеме. *Низкоэнергетические компоненты, многократно усиливающие эффекты высокоэнергетических обратных связей, — основная характерная особенность кибернетических систем.*

Наука кибернетика, основателем которой можно считать Норберта Винера (Wiener, 1948), изучает управление как неживыми механическими, так и живыми системами. Механические устройства, осуществляющие обратную связь, инженеры часто называют *сервомеханизмами*, тогда как биологи для живых систем используют термин *гомеостатические механизмы*. Гомеостаз (от греч. hómoios — подобный, одинаковый, stasis — состояние) на уровне организма — хорошо известная концепция в физиологии, изложенная Уолтером Кенноном в его классическом труде «Мудрость тела» (Cannon, 1932). И в сервомеханизмах, и в организмах особый механический или анатомический регулятор имеет специфическую «постоянную точку» (рис. 2.12, *А*). В обычной системе регулировки температуры в помещении термостат управляет печью; у теплокровных животных регуляция температуры тела осуществляется специальным центром в мозгу. Но в больших экосистемах в результате взаимодействия круговоротов веществ и потоков энергии, а также сигналов обратной связи от субсистем возникает саморегулирующийся гомеостаз без регуляции извне или «постоянной точки» (рис. 2.12, *Б*). Мы уже отмечали, что в число управляющих механизмов, действующих на уровне экосистемы, входят микробные субсистемы, регулирующие накопление и высвобождение биогенных элементов, поведенческие механизмы и субсистемы «хищник — жертва», регулирующие плотность популяции, а также многие другие. Поскольку экосистемы управляются несколько иначе, чем механические или системы организменного уровня, было немало споров о том, являются ли экосистемы кибернетическими, а если да, то в какой степени [противоположные взгляды изложены в работах Энгельберга и Боярски (Engelberg, Boyarsky, 1979) и Пэттена и Одума (Patten, Odum, 1981)].

Кибернетическую природу экосистемы труднее выявить, в частности, потому, что компоненты на экосистемном уровне связаны в информационные сети различными физическими и химическими агентами — «посредниками», подобно тому как нервная или гормональная системы связывают в одно целое части организма, однако в случае экосистемы эти связи значительно менее заметны. Саймон (Simon, 1973) подчеркивает, что «энергия связи», которая соединяет компоненты, рассеивается и слабеет с увеличением пространственных и временны́х параметров. В масштабе

экосистемы эти слабые, но очень многочисленные связи энергии и химической информации были названы «невидимыми проводами природы» (H. Odum, 1971). Сильно выраженная реакция организмов в экосистеме на низкие концентрации некоторых веществ не просто слабая аналогия гормонального контроля в организме. Низкоэнергетические стимулы, вызывающие высокоэнергетические реакции, весьма распространены в экосистемных сетях; для иллюстрации этого достаточно будет двух примеров. В лугопастбищной экосистеме мелкие паразитические перепончатокрылые ответственны лишь за очень малую часть общего метаболизма сообщества (часто менее 0,1%), но они могут обусловливать очень сильный управляющий эффект на общий поток первичной энергии (продукции), паразитируя на растительноядных насекомых. В модельной экосистеме холодного ручья, описанной Пэттеном и Облом (Patten, Auble, 1979), хищники, составляющие очень незначительную часть биомассы, чрезвычайно сильно влияют на численность бактерий, подавая через петлю обратной связи всего 1,4% всей поступающей в систему энергии на детрит — субстрат развития бактерий. На схемах экологических систем (см. рис. 1.3, 1.4, 3.2 и 3.3) это явление обычно отражают обратной петлей, через которую «стекающая вниз» энергия низкого качества вновь подается на один из «верхних» компонентов, причем влияние этой части энергии на управление всей системой гигантски усиливается. Этот тип контроля, усиленного благодаря особому положению в сети, крайне распространен и свидетельствует о большой сложности общей структуры обратных связей в экосистеме. На протяжении всей эволюции такие взаимодействия поддерживали стабильность экосистем, предупреждая полное выедание растений, катастрофические колебания численности хищников и жертв и т. д. Хотя, как уже отмечалось, существование системы регуляции по типу обратной связи на уровне биосферы — вопрос спорный, предположение о такой регуляции естественно вытекает из того, что мы знаем об экосистемном уровне.

Помимо системы обратной связи стабильность обеспечивается избыточностью функциональных компонентов. Например, если в сообществе имеется несколько видов автотрофов, каждый из которых характеризуется своим температурным диапазоном функционирования, то скорость фотосинтеза сообщества в целом может оставаться неизменной, несмотря на колебания температуры. Бейерс (Beyers, 1962) продемонстрировал гомеостаз такого рода в эксперименте с микрокосмом. На рис. 2.13 сравниваются регуляция, основанная на обратной связи, с регуляцией, основанной на избыточности, т. е. с тем, что Хилл и Дерхем (Hill, Derhem, 1978) и Хилл и Вигерт (Hill, Wiegert, 1980) называют «конгенерическим гомотаксисом». На рис. 2.13, *Б* три компонента (А, В, С) со сходными функциями расположены параллельно, чтобы пока-



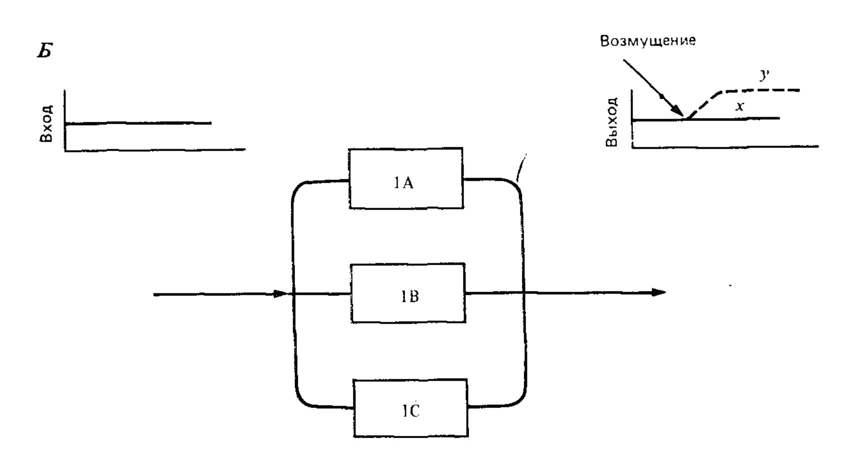


Рис. 2.13. Два противоположных механизма поддержания стабильности в экосистеме: *А* — посредством отрицательной обратной связи, *Б* — посредством избыточности функциональных компонентов (конгенерический гомотаксис). В обоих случаях значение на выходе (x) остается неизменным, несмотря на возмущающие воздействия. Если бы управляющей системы не было, то выходное значение изменилось бы (y). (По Hill, Wiegert, 1980.)

зать, как они могут заменять друг друга, создавая другой путь для потоков веществ и энергии. Этот способ позволяет системе без обратной связи соответствующим образом реагировать на нарушающее воздействие.

Гомеостатические механизмы функционируют в определенных пределах, за которыми уже ничем не ограничиваемые положительные обратные связи приводят к гибели системы, если невоз-

можно произвести дополнительную настройку. По мере нарастания стресса система, продолжая оставаться управляемой, может оказаться неспособной к возвращению на прежний уровень. На самом деле, согласно нашедшей широкое признание теории Холлинга (Holling, 1973), для популяций и, как можно предположить, для экосистем характерно не одно, а несколько состояний равновесия и после стрессовых воздействий они часто возвращаются не в то состояние равновесия, из которого были выведены, а в другое. Вспомним, например, что значительное, хотя и не все количество CO_2, поступающей в атмосферу в результате деятельности человека, поглощается карбонатной и другими системами моря, но по мере увеличения притока CO_2 в атмосфере устанавливаются новые равновесия на несколько более высоком уровне. В этом случае даже небольшое нарушение может иметь далеко идущие последствия. Во многих случаях подлинно надежный гомеостатический контроль устанавливается только после периода эволюционной «подгонки». Для новых экосистем (например, систем, создаваемых современным сельским хозяйством) или недавно сложившихся комплексов «паразит — хозяин» обычно характерны более резкие колебания и чрезмерный рост численности по сравнению со зрелыми системами, компоненты которых имели возможность приспособиться друг к другу.

Степень стабильности, достигаемая конкретной экосистемой, зависит не только от ее истории и эффективности ее внутренних управляющих механизмов, но и от характера среды на входе и, возможно, от сложности экосистемы. Как правило, экосистемы имеют тенденцию становиться сложнее в благоприятной физической среде, чем в среде со стохастическими (случайными, непредсказуемыми) нарушениями на входе, например штормами. Функциональная сложность, по-видимому, в большей степени, чем структурная, увеличивает стабильность системы (см., например, Van Voris et al., 1980), так как возрастает потенциально возможное число петель обратной связи; однако причинно-следственные взаимоотношения между сложностью и стабильностью изучены еще не достаточно. Несколько лет назад покойный Р. Мак-Артур высказал предположение, что разнообразие видов организмов должно увеличивать стабильность биотического сообщества, но оказалось, что между видовым разнообразием как таковым и стабильностью не существует сколько-нибудь значительной корреляции. Правда, как уже было сказано, согласно теории избыточности, или конгенерического гомотаксиса, умеренное видовое разнообразие, при условии что каждый из видов выполняет какие-то ключевые функции, должно определенным образом влиять на управляемые реакции сообщества.

В некоторой степени сложность концепций гомеостаза и стабильности обусловлена семантическими причинами. Например,

5 Заказ № 1383

в словаре Уэбстера для студентов дается такое определение этого термина: «Стабильность — это свойство любого тела, заставляющее его возвращаться к исходному состоянию после того, как это тело выведено из состояния равновесия». Это представляется достаточно ясным, но на практике люди разных профессий (например, инженеры, экологи или экономисты) могут вкладывать в термин «стабильность» разный смысл, особенно при попытках

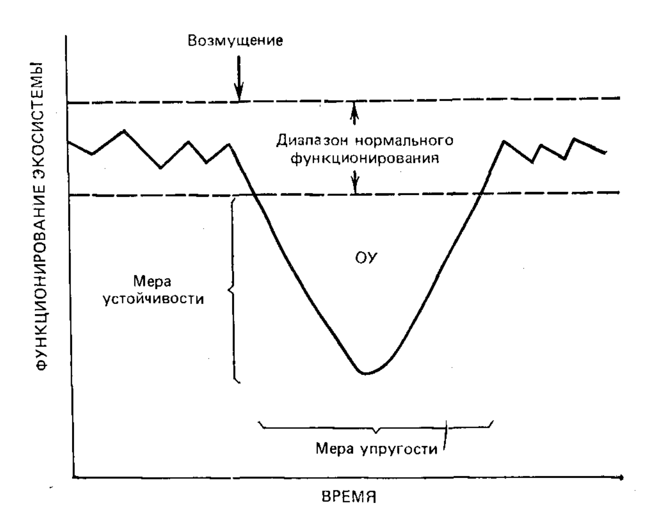


Рис. 2.14. Резистентная устойчивость и упругая устойчивость. Когда та или иная важная функция экосистемы под действием какого-либо возмущения (нарушения или стресса) отклоняется от нормальных значений, степень этого отклонения показывает относительную устойчивость системы, а время, необходимое для восстановления нормального значения, — ее относительную упругость. Область над кривой — относительная мера общей устойчивости (ОУ). (По Leffler, 1978.)

оценить меру стабильности и выразить ее количественно. Соответственно много путаницы по этому вопросу и в литературе, поэтому полное рассмотрение теории стабильности выходит за рамки данной книги. Но для целей экологии можно выделить два «типа» стабильности (рис. 2.14).

Резистентная устойчивость — это способность экосистемы сопротивляться пертурбациям (нарушениям), поддерживая неизменной свою структуру и функцию. *Упругая устойчивость* — это способность системы восстанавливаться после того, как ее структура и функция были нарушены. Сейчас накапливается все больше фактов, указывающих на то, что оба типа стабильности, возможно, взаимно исключают друг друга, или, другими словами, системе трудно одновременно развить оба типа устойчивости.

Так, калифорнийский лес из секвойи довольно устойчив к пожарам (для этих деревьев характерны толстая кора и другие адаптации), но если он все же сгорит, то восстанавливается очень медленно или вовсе не восстанавливается. Напротив, калифорнийские заросли чапараля (см. с. 314) очень легко выгорают (низкая резистентная устойчивость), но быстро восстанавливаются за несколько лет (отличная упругая устойчивость). Как правило, при благоприятных физических условиях среды экосистемы в большей степени проявляют резистентную, а не упругую устойчивость, а в изменчивых физических условиях наблюдается прямо противоположное.

Подводя итоги, отметим, что экосистема не эквивалентна организму, поскольку обладает собственными качественно новыми свойствами. Другими словами, экосистема — это надорганизменный уровень организации, а не сверхорганизм; не похожа она и на промышленный комплекс (например, атомную электростанцию). И все же у нее есть одна общая с этими системами черта: кибернетическое поведение.

Эволюция центральной нервной системы постепенно превратила *Homo sapiens* в самое могущественное существо на земном шаре; по крайней мере это касается его способности изменять функционирование экосистем. Человеческий мозг, нуждаясь в очень малых затратах энергии, способен создавать самые разнообразные мощные идеи. Человек в своих идеях до сих пор опирался в основном на положительную обратную связь, что способствовало усилению его власти над природой, росту техники и эксплуатации ресурсов. Но этот процесс в конце концов, вероятно, приведет к снижению качества человеческой жизни и разрушению окружающей среды, если не будут найдены пути адекватного управления с помощью отрицательной обратной связи.

Социальный критик Льюис Мамфорд в своем известном эссе (Mumford, 1967) призывал к тому, чтобы «качество управляло количеством» — в этой фразе красноречиво сформулирован кибернетический принцип, согласно которому низкоэнергетические причины могут приводить к высокоэнергетическим следствиям. Роль человека как «мощного геологического фактора» настолько возросла, что В. И. Вернадский (1945) выдвинул концепцию, согласно которой биосфера, возникшая в результате естественной эволюции и существующая не первый миллиард лет, постепенно превращается в «ноосферу» (от греч. noos — разум), т. е. мир, в котором будет господствовать человеческий разум. Наш мозг представляет собой «устройство» с низкими количественными и очень высокими качественными энергетическими характеристиками и с огромными способностями к управлению; тем не менее говорить о ноосфере, по-видимому, еще рано. Нельзя не признать, что мы еще не обладаем достаточной прозорливостью, чтобы по-

нимать все последствия наших действий; мы также не можем оперировать с биосферной системой жизнеобеспечения и поддерживать ее в рабочем состоянии или заменить полностью искусственной средой. Закончив читать книгу, вы, несомненно, признаете это и согласитесь, что испытанные естественные процессы достаточно хороши (и к тому же столь недороги).

7. Примеры экосистем

Один из лучших способов начать изучение экологии — исследовать маленький пруд, лужайку или заброшенное поле, на примере которых удобно проанализировать основные черты экосистем и сравнить природу водных и наземных экосистем. Любая площадка, получающая свет, даже газон, цветочный ящик под окном или содержащийся в лаборатории микрокосм пригодны для наблюдений при первоначальном изучении экосистем, при условии что размеры и биологическое разнообразие этих экосистем не слишком велики и не затрудняют их анализа как единого целого. Рассмотрим семь примеров экосистем: пруд, луг, водосборный бассейн, лабораторную микроэкосистему, космический корабль, город и сельскохозяйственную экосистему.

Пруд и луг

Неотделимость живых организмов от их неживой среды становится очевидной, как только мы возьмем первую пробу. Растения, животные и микроорганизмы не только живут в пруду и на лугу, но и изменяют химический состав воды, почвы и воздуха, которые, собственно, и составляют физическую среду. Так, бутыль с прудовой водой, пригоршня донного ила или луговой почвы содержат смесь живых организмов (растений и животных) и органических и неорганических компонентов. Некоторые более крупные животные и растения могут быть выделены из пробы для изучения или подсчета, но мириады мелких живых существ трудно полностью отделить от заключающей их неживой среды так, чтобы не изменились ее свойства. Конечно, можно обработать пробу воды, донного ила или почвы в автоклаве, после чего останутся только неживые компоненты, но этот остаток уже нельзя будет назвать прудовой водой или почвой. Это будет вещество с совсем иным внешним видом и свойствами.

Основные компоненты водной и наземной экосистем мы рассмотрим ниже.

Абиотические вещества. Основные абиотические компоненты — это неорганические и органические соединения и отдельные элементы, например вода, двуокись углерода, кислород, соли кальция, азота, серы и фосфора, аминокислоты, гуминовые кислоты

и т. д. Небольшая часть жизненно важных элементов питания находится в растворе и непосредственно доступна организмам, но значительное их количество держится в запасе («хранилища», показанные на функциональной диаграмме на рис. 2.1) в виде нерастворенных частиц вещества, а также в самих организмах. По словам Хейеса (Hayes, 1951), пруд или озеро — это «не водная масса, содержащая элементы питания, как можно было бы думать, а равновесная система из воды и твердой фазы, причем при обычных условиях почти все элементы питания находятся в твердой фазе». Практически то же можно сказать и о комплексе почва—вода—биомасса, существующем в наземной экосистеме. Например, в ньюгемпширском лесу примерно 90% азота накоплено в органическом веществе почвы, 9,5% — в биомассе (древесина, корни, листья) и лишь около 0,5% — в растворенной, легкодоступной форме в почвенной воде (Bormann et al., 1977).

Скорость высвобождения элементов питания в раствор, поступление солнечной энергии, а также температурный цикл, долгота дня и другие климатические условия — таковы самые важные переменные, ежедневно регулирующие интенсивность функционирования всей экосистемы.

Чтобы полностью изучить химию среды, необходим подробный лабораторный анализ проб, но достаточно много информации можно получить путем простого измерения с помощью широко распространенных наборов для анализа воды и почвы. Некоторые наборы предназначены только для специалистов, другие — для исследователей-любителей или садоводов. При работе с таким набором прудовая или почвенная вода обрабатывается определенными химическими реактивами, в результате чего происходит цветная реакция, специфическая для измеряемого фактора. Интенсивность или оттенок появившегося цвета сравнивается со стандартной цветовой шкалой или измеряется портативным фотоэлектрическим колориметром или спектрофотометром, что позволяет оценить концентрацию измеряемого компонента. Сравнительная кислотность или щелочность, выражаемая в единицах pH и частях на миллион общей щелочности, часто определяет «контингент» возможных организмов. Для этих двух измерений может быть использован даже набор для проверки качества воды в плавательных бассейнах. Кислые почвы и воды (pH ниже 7) обычно характерны для регионов с вулканическими и метаморфическими подстилающими породами; «жесткие» или щелочные воды и почвы встречаются в регионах с известняками и сходными субстратами.

Продуценты. Продуцентов пруда можно подразделить на два главных типа: 1) укорененные или крупные плавающие растения (*макрофиты*), обычно встречающиеся только на мелководье, и 2) мелкие плавающие растения, как правило, водоросли, назы-

ваемые *фитопланктоном* (от греч. phytón — растение, planktón — блуждающий) (см. рис. 2.3, *IB*), которые распространены в толще воды на глубину проникновения света. При изобилии фитопланктона вода становится зеленоватой, в других случаях продуценты не заметны случайному наблюдателю, и неспециалист не подозревает об их присутствии. Тем не менее в больших глубоких прудах и озерах (а также в океанах) фитопланктон играет гораздо большую роль в производстве пищи для всей экосистемы, чем укорененная растительность. В лугопастбищном, да и во всех наземных сообществах дело обстоит иначе: преобладают укорененные растения (см. рис. 2.3, *IA*), но на почве, камнях и стеблях высших растений встречаются мелкие фотосинтезирующие организмы, такие, как водоросли, мхи и лишайники. Там, где эти субстраты увлажнены и освещены, микропродуценты вносят значительный вклад в органическую продукцию.

Макроконсументы. Первичные макроконсументы, или *растительноядные животные* (см. рис. 2.3, *IIA* и *IIB*), питаются непосредственно живыми растениями или их частями. В пруду имеются два типа первичных макроконсументов: *зоопланктон* (животный планктон) и *бентос* (донные формы), соответствующие двум типам продуцентов. В лугопастбищной экосистеме растительноядные животные также делятся на две размерные группы: мелкие — растительноядные насекомые и другие беспозвоночные и крупные — травоядные грызуны и копытные млекопитающие. Вторичные консументы, или *плотоядные*, такие, как хищные насекомые и хищные рыбы в пруду и хищные насекомые, пауки, птицы и млекопитающие на лугу (см. рис. 2.3, *IVA* и *IVB*), питаются первичными консументами или другими вторичными консументами (становясь тем самым третичными консументами). Еще один важный тип консументов представлен *детритофагами* (*IIIA* и *IIIB*), которые существуют за счет «дождя» органического детрита, падающего из верхних автотрофных ярусов. Вместе с растительноядными детритофаги служат пищей для плотоядных. Многие, а возможно, даже и все детритоядные животные получают бóльшую часть пищи, переваривая микроорганизмы, заселившие частицы детрита.

Сапротрофные организмы (см. рис. 2.3, *V*). Бактерии, жгутиковые и грибы распространены повсеместно, но особенно многочисленны эти организмы на поверхности раздела ила и воды (в пруду) и на границе подстилки и почвы в луговых экосистемах. Некоторые грибы и бактерии патогенны, т. е. поражают живые организмы, вызывая у них разные болезни, однако большинство поселяется только на мертвых организмах. Важную группу микроорганизмов составляют формы, образующие с растениями взаимно выгодные ассоциации; часто эти организмы становятся неотъемлемой частью корней и других органов растения

(см. гл. 7). При благоприятных температурных условиях первые стадии разложения проходят быстро. Мертвые животные и растения сохраняются недолго и вскоре распадаются на части в результате совместного действия детритоедов и микроорганизмов. Часть содержащихся в них элементов питания высвобождается для повторного использования. Как уже отмечалось, устойчивая фракция детрита, например целлюлоза, лигнин (древесина) и гумус, не разлагается, и это придает губчатую структуру почве и донным осадкам; такая структура благоприятствует росту корней растений и обеспечивает удобным местообитанием множество мелких существ, часть из которых переводят атмосферный азот в формы, пригодные для растений (фиксация азота; см. гл. 4), или выполняют другие функции, полезные для всей экосистемы.

Частичную стратификацию пруда на верхнюю «зону продуцирования» и нижнюю «зону разложения и регенерации элементов питания» можно иллюстрировать измерениями суточного метаболизма кислорода в столбе воды. Для этой цели используют метод «светлых и темных сосудов», позволяющий также составить схему потока энергии в системе. Как показано на рис. 2.15, пробы воды с разных глубин берут в попарно связанные бутыли; одна бутыль из пары («темная») обертывается черной материей или алюминиевой фольгой, чтобы исключить проникновение света. Другие, параллельно взятые пробы воды «фиксируются» с помощью химических реактивов, чтобы позже в лаборатории можно было определить исходное содержание кислорода на каждой глубине[1]. Затем спаренные темные и светлые бутыли погружают на тросе в пруд так, чтобы пробы оказались на той же глубине, с которой были взяты. Через 12 ч трос с бутылями вытаскивают, определяют в каждой пробе содержание кислорода и сравнивают с исходной его концентрацией. Уменьшение количества кислорода в темных бутылях служит показателем интенсивности дыхания находившихся в пробе продуцентов и консументов (т. е. всего сообщества), а изменение количества кислорода в светлой бутыли

[1] В качестве стандартного метода для измерения содержания кислорода в воде принят метод Винклера. Он включает фиксацию $MnSO_4$, H_2SO_4 и иодистым калием (щелочной раствор), в результате чего выделяется свободный иод в количестве, пропорциональном содержанию кислорода. Иод титруется тиосульфатом натрия (гипосульфитом, применяемым как фиксаж в фотографии), концентрация которого подбирается таким образом, чтобы определять содержание кислорода в мг/л, или, что для удобства расчетов то же самое, в г/м^3 и частях на млн. Теперь созданы электронные методы измерения содержания кислорода с помощью кислородных электродов. Они особенно полезны в тех случаях, когда необходимо непрерывно следить за изменениями содержания кислорода. Подробное описание методов можно найти в последнем издании сборника «Standard Methods», выпускаемом Американской ассоциацией здравоохранения (American Public Health Association) в Нью-Йорке (шт. Нью-Йорк).

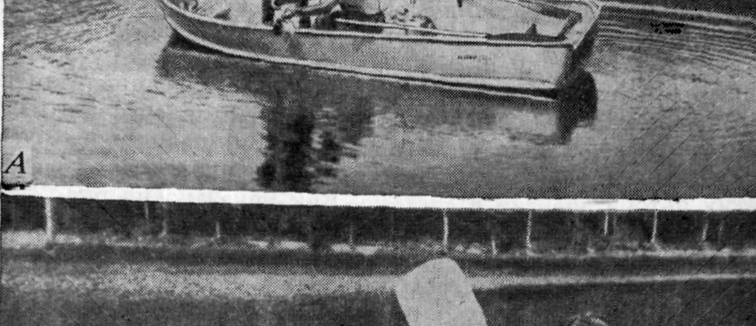


Рис. 2.15. Измерение метаболизма пруда методом „светлых и темных сосудов". *А.* Заполнение пары бутылей (светлой и темной) водой, собранной на определенной глубине с помощью батомера (цилиндр с резиновыми пробками на обоих концах). *Б.* Погружение пар бутылей на глубины, где были взяты пробы воды. Белый сосуд из пластмассы служит поплавком. Подробное объяснение этого метода см. в тексте. Энергетика этого пруда и его модель рассматриваются в гл. 3. (Снимки К. Кау для Института экологии Университета шт. Джорджия.)

отражает разность между потреблением кислорода при дыхании и его выделением при фотосинтезе (т. е. так называемую чистую продукцию кислорода). Сложение количества кислорода, использованного при дыхании, и его чистой продукции или вычитание конечной концентрации кислорода в темной бутыли из концентрации в светлой (если исходная концентрация была одинакова в обеих бутылях) дает оценку суммарного, или валового, фотосинтеза (продукции пищи) за время опыта, поскольку количество выделяемого кислорода пропорционально продуцируемому сухому веществу.

Проведя такой опыт в неглубоком удобряемом пруду в теплый солнечный день, можно ожидать, что в верхнем столбе воды высотой 2—3 м фотосинтез будет преобладать над дыханием, что выразится в увеличении концентрации кислорода в светлых бутылях. Ниже 3 м освещенность в таком пруду обычно недостаточна для протекания фотосинтеза, так что в придонных слоях воды идет только дыхание. Уровень освещенности, при котором растения еще способны уравновешивать создание и потребление пищи (содержание кислорода в светлой бутыли не меняется), называется *компенсационным уровнем* и характеризует функциональную границу между автотрофным (*эвфотическая зона*) и гетеротрофным слоями.

Если в столбе воды сечением 1 м^2 за сутки производится 5—10 г O_2 и продукция превышает дыхание, это свидетельствует о благоприятных условиях в экосистеме, так как в толще воды производится избыток пищи, который потребляется донными организмами, а также всеми организмами экосистемы, когда освещенность и температура становятся не столь благоприятными. При загрязнении нашего воображаемого пруда органическим веществом потребление O_2 (дыхание) значительно превысит его выделение, что приведет к снижению содержания кислорода в воде. Постепенно возникнут анаэробные (бескислородные) *условия*, при которых рыба и большинство других животных погибнут. Чтобы оценить состояние массы воды, мы должны не только измерять такой важный показатель, как концентрация кислорода, но и определять скорость изменений и баланс продукции и потребления кислорода в суточном и годовом цикле. Таким образом, постоянное наблюдение за содержанием кислорода служит одним из удобных способов прощупывания «пульса» водной экосистемы. Стандартным методом определения степени загрязненности служит также измерение биохимического потребления кислорода (БПК) в пробах воды, инкубируемых в лаборатории.

Конечно, метод отбора проб прудовой воды в бутыли или другие сосуды, например пластмассовые шары или цилиндры, имеет явные ограничения, и описанный здесь вариант метода с использованием «светлых и темных сосудов» непригоден для оценки

метаболизма пруда в целом, так как с его помощью нельзя измерить кислородный обмен обитателей донных отложений и крупных растений и животных. Метаболизм наземных экосистем тоже можно измерять, заключая их в разного рода сосуды (см. рис. 2.17) и оценивая обмен CO_2 (а не O_2), однако размеры основных представителей наземных биот и необходимость наладить в сосуде кондиционирование воздуха (чтобы он не перегрелся на солнце) делают такой подход, как правило, непригодным. Другие методы измерения метаболизма экосистем рассмотрены в гл. 3.

Структура и функции водных и наземных экосистем в принципе сходны, однако видовой состав и размеры трофических компонентов этих экосистем различны (табл. 2.3). Как уже отмечалось, наиболее резкое различие между экосистемами — в размерах зеленых растений. Наземные автотрофы обычно не так многочисленны, но они значительно крупнее водных (больше как размеры отдельных особей, так и биомасса на единицу площади; табл. 2.3). Контраст особенно разителен, если сравнить океан, где фитопланктон еще мельче, чем в пруду, и лес с его огромными деревьями. Сообщества мелководий прудов, озер, океанов, маршей, а также лугов и пустынь образуют переход между этими двумя крайностями. Фактически и всю биосферу можно рассматривать как широкий градиент экосистем от глубоких океанов до больших лесов. Отсутствием в море (кроме прибрежных зон) крупных растений объясняется тот факт, что пища из моря попадает к человеку в основном в виде животных, а не растительных продуктов.

Наземные автотрофы используют значительную часть своей производительной энергии на построение опорной ткани, которая необходима в связи с тем, что плотность (а значит, и поддерживающая способность) воздуха значительно меньше, чем воды. В опорных тканях в большом количестве содержится целлюлоза и лигнин (древесина), а поскольку на их поддержание требуется мало энергии, они почти не используются консументами. В соответствии с этим наземные растения играют большую роль в общей структуре наземной экосистемы, чем водные в воде, а интенсивность их метаболизма в расчете на единицу объема или массы намного ниже.

Здесь удобно ввести понятие *оборота*, которое может быть определено в общих чертах как отношение пропускания к содержанию. Оборот удобно представлять либо как скорость, выражаемую дробью, либо как «время оборота», которое представляет собой величину, обратную скорости. Будем рассматривать продуктивный поток энергии как «пропускание», а наличную биомассу (г/м^2 сухой массы; см. табл. 2.3) — как «содержание». Если принять, что пруд и луг имеют сравнимые значения интенсив-

Таблица 2.3. Сравнение плотности и биомассы организмов в водных и наземных экосистемах с сопоставимой умеренной продуктивностью

Экологические компоненты	Открытый пруд			Луг или залежь		
	систематические группы	плотность, число особей на 1 $м^2$	биомасса (сухая масса), $г \cdot м^{-2}$	систематические группы	плотность, число особей на 1 $м^2$	биомасса (сухая масса), $г \cdot м^{-2}$
Продуценты	Планктонные водоросли	10^8—10^{10}	5,0	Травянистые цветковые	10^2—10^3	500,0
Консументы в автотрофном ярусе	Планктонные рачки и коловратки	10^5—10^7	0,5	Насекомые и пауки	10^2—10^3	1,0
Консументы в гетеротрофном ярусе	Бентосные насекомые, моллюски и ракообразные [1]	10^5—10^6	4,0	Почвенные членистоногие, аннелиды и нематоды [2]	10^5—10^6	4,0
Крупные подвижные консументы (пермеанты)	Рыбы	0,1—0,5	15,0	Птицы и млекопитающие	0,01—0,03	0,3[3] 15,0[4]
Микроорганизмы-консументы (сапрофаги)	Бактерии и грибы	10^{13}—10^{14}	1—10^5	Бактерии и грибы	10^{14}—10^{15}	10—100,0[5]

1) Животные размером с остракод и крупнее.
2) Животные размером с мелких нематод и почвенных клещей.
3) Только мелкие птицы (воробьиные) и мелкие млекопитающие (грызуны, землеройки и т. д.).
4) 2—3 коровы (или других крупных травоядных млекопитающих) на 1 га.
5) Биомасса рассчитана, исходя из приближенного равенства: 10^{13} бактерий = 1 г сухой массы.

ности валового фотосинтеза 5 г/м² в сутки, то скорость оборота для пруда будет равна 5/5 или 1, а время оборота составит 1 сут. Для луга скорость оборота будет равна 5/500, или 0,01, а время оборота составит 100 сут. Таким образом, микроскопические растения пруда в период наиболее активного метаболизма экосистемы могут полностью заменяться за одни сутки, а наземные растения живут значительно дольше и «оборачиваются» гораздо медленнее (деревья большого леса примерно за 100 лет). В гл. 4 мы увидим, что понятие оборота особенно полезно для оценки обмена биогенных элементов между организмами и средой.

Благодаря массивной структуре наземные растения образуют большие количества устойчивого волокнистого детрита (листовой опад, отмершая древесина), скапливающегося в гетеротрофном ярусе. В фитопланктонной системе, наоборот, «дождь детрита» состоит из мелких частиц, которые легче разлагаются и потребляются мелкими животными. Поэтому следует ожидать, что популяции обитающих в почве сапротрофных микроорганизмов будут многочисленнее, чем в донных осадках под открытой водой (табл. 2.3). Но, как уже указывалось, численность и биомасса очень мелких организмов не обязательно соответствуют их активности; интенсивность метаболизма и оборот одного грамма бактерий в зависимости от условий могут изменяться во много раз. В отличие от численности и массы продуцентов и микроконсументов у макроконсументов в водных и наземных экосистемах эти показатели обычно гораздо более сопоставимы, если системы получают одинаковое количество энергии. Если включить в расчеты крупных наземных пастбищных животных, то численность и биомасса крупных подвижных консументов, или «пермеантов» (номадов), в обеих системах получится почти одинаковой (см. табл. 2.3).

Табл. 2.3 представляет собой лишь опыт построения приближенной модели. Как ни странно, никто до сих пор не провел полного количественного исследования ни одного пруда, луга или какой-либо другой природной экосистемы в описываемом плане. Мы можем делать лишь предположения, основанные на отрывочной информации, полученной на различных объектах. Даже в простейших природных экосистемах количество и разнообразие организмов и сложность переплетения связей в сообществах обескураживают исследователя. Как и следовало ожидать, больше известно о крупных организмах (деревьях, птицах, рыбах и т. д.), чем о мелких, которых не только труднее увидеть, но изучение которых требует применения особых, часто технически весьма сложных методов. Точно так же проведено множество измерений температуры, количества осадков и других «макрофакторов», но мало что известно о микроэлементах, витаминах, детрите, антибиотиках и других «микрофакторах», с трудом поддающихся

анализу, но имеющих тем не менее важное значение для поддержания экологического равновесия. Совершенствование техники количественных исследований требует от нового поколения экологов решения более сложных задач, ибо глубокое познание природы стимулируется ныне не одним лишь любопытством. Невежество в вопросах поддержания равновесия в экосистемах становится угрозой самому существованию человека.

И в наземных, и в водных экосистемах значительная часть солнечной энергии тратится на испарение воды и лишь небольшая часть, обычно не более 5%, фиксируется в процессе фотосинтеза. Однако роль, которую испарение играет в передвижении биогенных элементов и в поддержании температурного режима, в этих двух экосистемах различна. Эти различия будут рассмотрены в гл. 3 и 4. На каждый грамм CO_2, фиксированной лугопастбищной или лесной экосистемой, должно быть извлечено из почвы, поднято по тканям растений и транспирировано (транспирация — испарение с поверхности растений) не менее 100 г воды. Образование органического вещества фитопланктоном или другими погруженными в воду растениями не требует таких больших затрат воды.

Интересное теоретическое обсуждение особенностей наземных и водных экосистем можно найти в работах Смита (Smith, 1959), Вигерта и Оуэна (Wiegert, Owen, 1971) и Маргалефа (Margalef, 1979).

Водосборный бассейн[1]

Биологические компоненты пруда и луга кажутся автономными, однако на самом деле это в очень большой степени открытые системы, входящие в качестве составных частей в более крупные системы водосборных бассейнов. Функционирование и относительная стабильность упомянутых экосистем на протяжении многих лет в значительной мере определяются скоростью притока и оттока воды, веществ и организмов из других частей водосборного бассейна. В небольшом водоеме, где вынос воды ограничен, нередко происходит накопление веществ. Если, например, органические вещества бытовых или промышленных сточных вод не ассимилируются, то их быстрое накопление может погубить систему. Для обозначения органического загрязнения, обусловленного деятельностью человека, сейчас все чаще используют выражение

---

[1] В этом тексте термин «водораздел» (watershed) используется как синоним термина «водосборный бассейн» (catchment basin), который обычно встречается в европейской литературе, где «водоразделом», как правило, называют только склоны, или стороны, бассейна (не включая сюда реки или озера в долине).

культурная эвтрофикация (обогащение). Эрозия почвы и потеря биогенных элементов из нарушенного леса или с неправильно обрабатываемого и удобряемого поля не только обедняет эти экосистемы, но часто вызывает эвтрофикацию или другие неприятные последствия в экосистемах, находящихся «ниже по течению». Следовательно, учитывая интересы человека, минимальной единицей экосистемы следует считать не один водоем или клочок земли, покрытый растительностью, а весь водосборный бассейн. Такая единица как объект регулирования человеком должна включать на каждый квадратный метр (или акр) водной поверхности по меньшей мере в 20 раз большую поверхность суши водосборного бассейна[1]. Другими словами, поля, леса, водоемы и города, связанные между собой рекой или системой рек (или иногда сетью подземных вод), взаимодействуя, образуют единицу экосистемного уровня, выделяемую с целью практического изучения и управления. На рис. 2.16 показан водосборный бассейн, оборудованный системами слежения для экспериментального исследования.

Концепция водосборного бассейна помогает правильно сформулировать многие проблемы и конфликты, которые ожидают нас в будущем. Например, причины загрязнения вод и способы борьбы с ним не удается обнаружить, если изучать только воду; наши водные ресурсы страдают обычно из-за плохого хозяйствования на всей площади водосборного бассейна, который и должен рассматриваться как управляемая единица. Приведем в качестве примера Национальный парк Эверглейдс на юге Флориды. Хотя парк очень велик, он не включает сейчас источников пресной воды, расположенных севернее, а без них нельзя сохранить его уникальную природу. Национальный парк Эверглейдс, таким образом, может пострадать в результате освоения новых земель, развития сельского хозяйства и строительства городов к северу и востоку от его границ, что отводит в сторону или загрязняет его «живую кровь». Будущее парка зависит от того, насколько общество осознает его потребности в воде и не будет отводить всю воду на урбанизированный «Золотой берег» Флориды. Парк и застроенное побережье смогут сосуществовать только в том случае, если человек сумеет распределить между ними воду их общего бассейна. Более подробные сведения, касающиеся связи между наземными и водными экосистемами, можно найти в работах Лайкенса и Бормана (Likens, Bormann, 1974) и Хаслера (Hasler, 1975).

[1] Это отношение водной поверхности к площади водосбора широко варьирует и зависит от количества атмосферных осадков, строения и типа подстилающих геологических пород и рельефа местности.

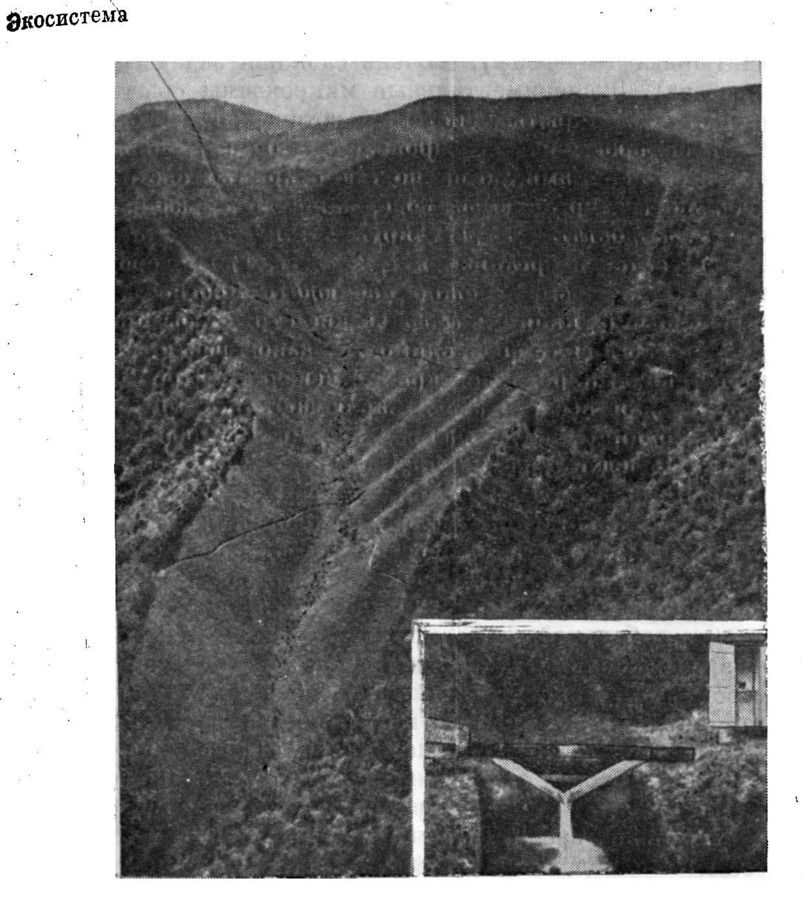


Рис. 2.16. Экспериментальные водосборные участки гидрологической Лаборатории Ковита в горах на западе Северной Каролины. На одном из водосборных участков (в центре фотографии) были вырублены все деревья, чтобы сравнить приход воды (атмосферные осадки) и ее расход (поверхностный сток) с теми же параметрами на соседних ненарушенных (облесенных) площадях. На врезке показана V-образная плотина и регистрирующее устройство, измеряющее количество воды, поступающей с каждого водосборного участка.

Микроэкосистемы

Небольшие автономные «миры», или микрокосмы, в бутылях или других сосудах могут имитировать в миниатюре природу различных экосистем. Эти небольшие «миры» можно рассматривать как микроэкосистемы. Некоторые примеры микрокосмов показаны на рис. 2.17, 2.18 и 2.19. Создание небольших, полностью закрытых систем, нуждающихся лишь в одной световой энергии (своеобраз-

ные миниатюрные биосферы), — очень сложная задача (см. следующий раздел). Экспериментальные микрокосмы обычно варьируют от частично закрытых систем, в которых происходит газообмен с атмосферой, но не происходит обмена биогенными элементами и организмами, до полностью открытых систем, включающих сообщества организмов, содержащихся в различных хемостатах и турбидостатах с регулируемым притоком и оттоком биогенных элементов и организмов (рис. 2.17, *А*). В хорошо смоделированных микрокосмах можно наблюдать многие или даже почти все основные функции и трофические структуры природной экосистемы, однако в силу необходимости разнообразие и размеры компонентов таких микрокосмов крайне невелики. Преимущества микроэкосистем для исследователя заключаются в том, что они имеют четкие границы, легко воспроизводимы и удобны для экспериментов. Не следует, однако, думать, что микрокосмы представляют собой копии той или иной конкретной экосистемы, это всего лишь живые работающие модели (упрощения) природы.

Можно выделить два типа биологических микрокосмов: 1) микроэкосистемы, взятые непосредственно из природы путем множественного засева культуральной среды пробами из различных природных местообитаний, и 2) системы, созданные путем сочетания видов, выращенных в «чистых», или аксенических, культурах (свободных от других организмов), пока не получится желаемая комбинация. Системы первого типа — это, в сущности, «демонтированная» или «упрощенная» природа, сведенная к тем микроорганизмам, которые могут длительное время поддерживаться и функционировать в условиях выбранного экспериментатором сосуда, культуральной среды, освещенности и температуры. Такие системы, следовательно, обычно имитируют какие-то определенные природные ситуации. Например, микрокосм, показанный на рис. 2.17, *В*, происходит из очистного пруда; на рис. 2.19 — из сообщества, живущего на залежи. Одна из проблем, возникающая при работе с такими производными экосистемами, состоит в том, что трудно определить их точный видовой состав, особенно состав бактерий (Gorden et al., 1969). Начало использованию в экологии производных или «множественных» систем положили работы Г. Одума и его учеников (H. Odum, Hoskins, 1957; Beyers, 1963).

При втором подходе путем подбора первоначально изолированных и тщательно изученных компонентов создается система с известным составом. Получаемые при этом культуры часто называют *гнотобиотическими* [этот термин обсуждается в работе Догерти (Dougherty, 1959)], поскольку здесь точно известен состав и даже то, присутствуют или отсутствуют бактерии. Гнотобиотические культуры прежде использовали главным образом для изучения питания, биохимии и других аспектов жизни отдель-

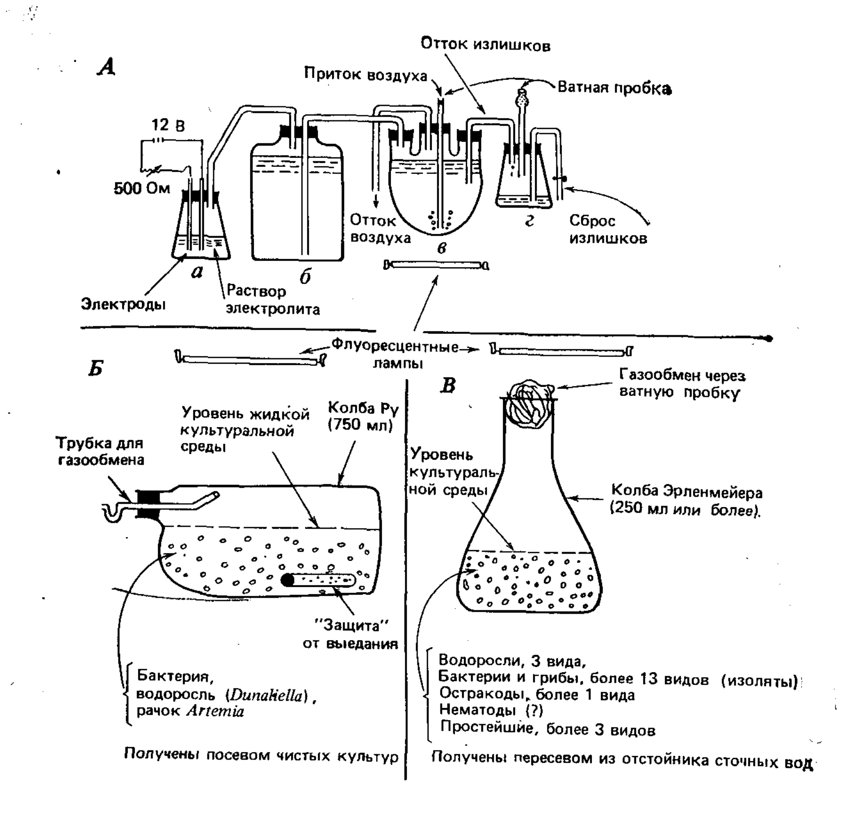


Рис. 2.17. Три типа лабораторных микроэкосистем. *А*. Простой недорогой хемостат, в котором поток питательной среды (*б*) через камеру с культурой (*в*) и сосуд для излишков (*г*) регулируется изменениями электрического тока, подаваемого в электролизный насос (*а*). В *турбидостате* регуляция стационарного состояния достигается с помощью измерительного элемента, помещенного в культивируемое сообщество, который реагирует на плотность организмов (мутность среды). Это пример внутренней регуляции в противоположность внешней регуляции с постоянным входом в хемостате (Carpenter, 1969). *Б*. Гнотобиотический микрокосм (или микрокосм с известным составом), содержащий три вида из аксенической (чистой) культуры. Пробирка служит для водорослей местом, где они могут размножаться без риска быть съеденными рачками (так предупреждается, как полагают, «перевыпас» рачков на водорослях) (Nixon, 1969). *В*. Микроэкосистема, полученная из естественной экосистемы путем многократного пересева (Beyers, 1963). Система *А* «открыта», а системы *Б* и *В* «закрыты» для потоков веществ, но открыты для поступления световой энергии и газообмена с атмосферой. Равновесие в закрытых системах, если оно достигается, обеспечивается регуляцией сообществом круговорота элементов питания, а не механическими регулирующими устройствами, как в хемостате или турбидостате.

ных видов и штаммов или для изучения взаимодействия двух видов (см. гл. 7). Однако в последнее время экологи начали экспериментировать с более сложными полиаксеническими культурами в поисках путей построения автономных экосистем (Nixon, 1969; Taub, 1969, 1974).

Эти два противоположных подхода к созданию лабораторных микроэкосистем параллельны двум давно существующим подходам (холистическому и мерологическому) экологов к изучению озер и других больших систем, существующих в природе.

Существует широко распространенное заблуждение относительно «равновесия» в аквариуме с рыбами. Вполне возможно достигнуть некоторого приблизительного равновесия газового и пищевого режима при условии, что в нем мало рыб, а воды и растений много. Еще в 1851 г. Дж. Уорингтон «установил это удивительное и восхитительное равновесие между животным и растительным царствами» в аквариуме объемом 12 галлонов (54,6 л), поселив в нем несколько золотых рыбок, улиток и большое количество валлиснерии (водное растение), а с ними и множество разнообразных микроорганизмов. Уорингтон правильно оценил не только взаимодействие рыб и растений, но и отметил значение детритоядных улиток «в разложении остатков растений и водорослевой слизи», в результате чего «то, что иначе могло бы действовать как ядовитое начало, превращается в плодородную среду для роста растений». Большинство попыток любителей добиться равновесия в аквариуме терпит неудачу из-за того, что для наличного количества ресурсов в аквариум помещают *слишком много рыб (диагноз: элементарный случай перенаселения)*. В табл. 2.2 показано, что для полного самообеспечения одной рыбе среднего размера требуется много кубических метров воды и организмов, служащих пищей. Поскольку аквариум обычно держат дома, на работе или в школе ради «наблюдения за рыбами», помещая большое число рыб в малом пространстве, необходимо дополнительное питание, аэрация и периодическая очистка аквариума. Иными словами, аквариумисты-любители должны забыть об экологическом равновесии и предоставить специалистам-экологам заниматься автономными микрокосмами. Рыбам и людям требуется больше места, чем можно было бы предполагать!

Обширные искусственные бассейны для водных экосистем и различные вместилища для наземных местообитаний служат примером все чаще используемых экспериментальных установок, промежуточных между лабораторными культурами и миром реальной природы. Эти внелабораторные экспериментальные установки можно рассматривать как *мезокосмы* («миры» средней величины) в отличие от микрокосмов и естественных экосистем — «макрокосмов». На рис. 2.18, *А* показан ряд больших цилиндров, уста-

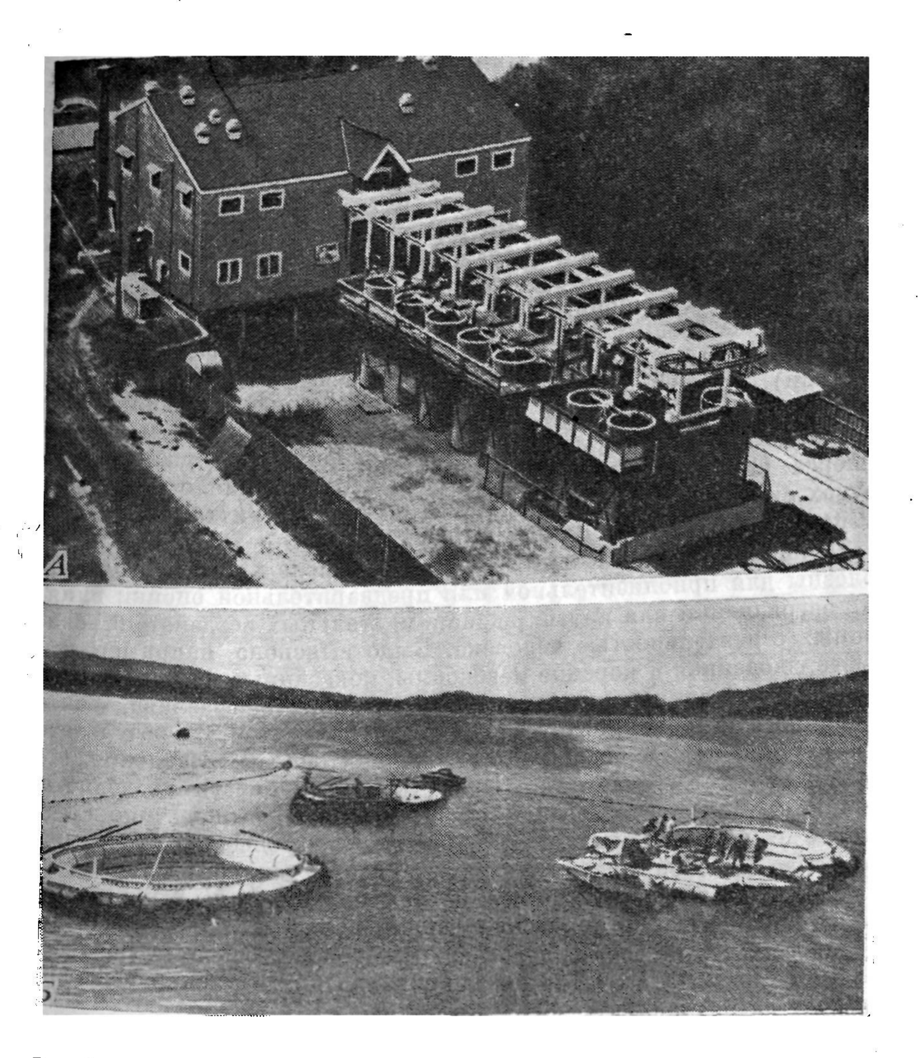


Рис. 2.18. Крупные экспериментальные экосистемы, находящиеся под открытым небом, или *мезокосмы*. *А*. Несколько высоких цилиндров на берегу залива Наррагансетт (шт. Род-Айленд). В них моделируются условия и сообщества, характерные для неглубокого морского залива, что позволяет наблюдать результаты вводимых в эксперименте изменений, например добавления загрязняющих веществ. *Б*. Плавающие пластиковые камеры (на фотографии видны лишь три такие камеры), достаточно большие для того, чтобы в них можно было поместить значительное число компонентов, обитающих в природных условиях в толще воды (включая мелкую рыбу). Снимок сделан в одном из заливов Британской Колумбии.

новленных на берегу залива Наррагансетт на острове Род-Айленд и представляющих собой морские мезокосмы. Каждый цилиндр наполнен водой, имеющей тот же химический состав и соленость, что и в заливе; с помощью поршневого насоса вода в цилиндрах приводится в слабое движение, имитирующее потоки воды, которые обычно существуют в морских бухтах, подверженных приливным и другим течениям. На дно цилиндра помещают осадок, взятый со дна залива; между каждым цилиндром и заливом происходит обмен водой и организмами (время оборота для воды один месяц). По мнению Пилсома и Никсона (Pilsom, Nixon, 1980), эти мезокосмы очень точно отражают сезонные изменения в поведении организмов и метаболизме сообщества (продукции и дыхании), происходящие в заливе в естественных условиях.

Обзор «микросистемного подхода в биологии экосистем» и рассмотрение противоречий равновесного аквариума содержит работа Бейерса (Beyers, 1964). Более новые исследования отражены в трудах симпозиумов, вышедших под редакцией Уитта и Гилберта (Witt, Gilbert, 1978) и Джизи (Giesy, 1980).

И лабораторные, и внелабораторные модельные экосистемы полезны для приблизительной или предварительной оценки влияния загрязнений или других экспериментальных воздействий, связанных с деятельностью человека. Было выяснено, например, что нефть, введенная в морские мезокосмы, показанные на рис. 2.18, *А*, с целью моделирования умеренно сильного ее разлива, более токсична для консументов, чем для продуцентов. В результате из-за уменьшения численности зоопланктона и ослабления его давления на фитопланктон возрастает численность последнего: цилиндр, в который добавили нефть, заметно зеленеет по сравнению с контрольным. Это изменение трофической структуры повлекло за собой, как и следовало ожидать, усиление микробного разложения, продолжавшегося до тех пор, пока не были разрушены полностью органические вещества нефти и не приостановился усиленный рост водорослей. Плавучие мезокосмы, показанные на рис. 2.18, *Б*, устроены специально для изучения действия разных загрязнений.

Эти эксперименты позволяют сделать следующий общий вывод. Морские модельные экосистемы реагируют на низкие концентрации токсичных веществ так же, как естественные сообщества реагируют на нехватку питательных веществ. Таким образом, эффект постоянного загрязнения сходен с эффектом «голодания»: продуктивность системы и общая интенсивность ее функционирования снижаются.

Исследования микроэкосистем оказались также полезными для проверки различных экологических гипотез, разработанных на основе наблюдений в природе. Например, наземный микрокосм, показанный на рис. 2.19, был разработан для проверки гипотезы,

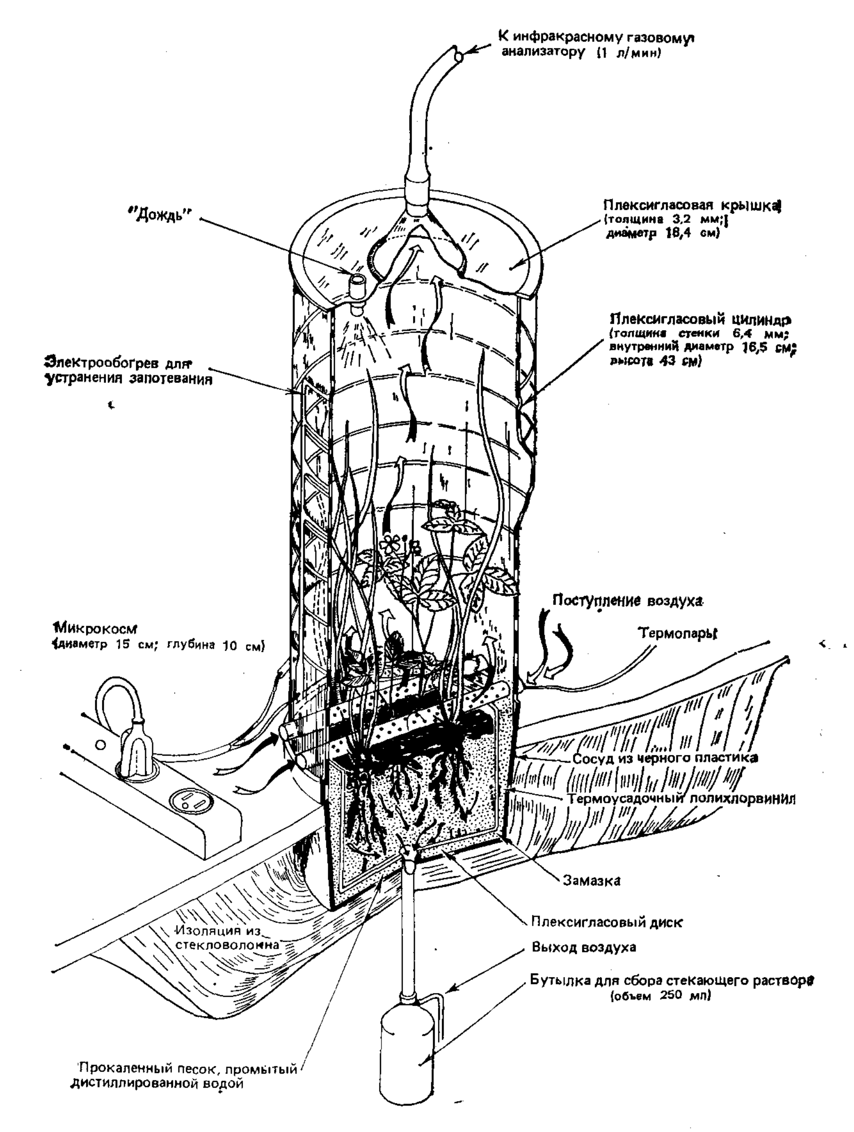


Рис. 2.19. Лабораторный наземный микрокосм. Керн почвы с растительностью, взятый с заброшенного поля, помещен в прозрачный сосуд. Метаболизм сообщества постоянно регистрируется путем измерения потоков CO_2 с помощью инфракрасного газового анализатора. Так как стрессовые воздействия часто нарушают круговорот минеральных веществ, количество вымываемых веществ, собираемое со дна почвенной колонки, может служить мерой того или иного стрессового воздействия (Van Voris et al., 1980).

согласно которой высокое функциональное разнообразие увеличивает способность системы сопротивляться острому стрессу или восстанавливаться после него (или и то и другое). Результаты такого эксперимента подтвердили эту гипотезу (Van Voris et al., 1980).

В следующих нескольких главах будут описаны случаи, когда исследования микросистем помогли установить и уточнить основные принципы экологии.

Космический корабль как экосистема

Возможно, лучший способ представить себе экосистему — это задуматься о космическом путешествии. Покидая биосферу, мы должны взять с собой четко ограниченную закрытую среду, которая обеспечивала бы все наши жизненные потребности, а в качестве энергии, поступающей из окружающего пространства, использовать солнечный свет. Для путешествий, длящихся несколько дней или недель, например на Луну и обратно, нам не требуется полностью автономная экосистема, так как необходимый запас кислорода и пищи можно взять с собой, а углекислота и другие отходы могут быть на короткое время изолированы или обезврежены. Для более длительных путешествий, например на планеты Солнечной системы, или для полетов, имеющих целью основать колонии в космосе, потребуется закрытый или обладающий более полными системами регенерации космический корабль, на котором должны иметься все жизненно важные абиотические вещества и средства для их многократного использования. В нем должны осуществляться сбалансированные процессы продуцирования, потребления и разложения организмами или их искусственными заместителями. По сути дела, автономный космический корабль представляет собой микроэкосистему, включающую человека.

Все пилотируемые космические корабли, запущенные до сих пор, были снабжены модулями жизнеобеспечения запасающего типа; в некоторых случаях с помощью физико-химических методов осуществлялась частичная регенерация воды и атмосферных газов. Рассматривалась, но была признана непригодной возможность сочетать в одной системе людей и микроорганизмы, например водоросли и водородные бактерии. Для настоящих регенеративных экосистем, которые могли бы долгое время находиться в космосе, не получая ничего с Земли, потребовались бы крупные организмы, и в частности такие, которые могли бы идти в пищу человеку, значительное видовое разнообразие, и прежде всего — большие емкости, заполненные воздухом и водой (вспомним сделанное выше замечание о большом объеме пространства, требующемся для рыб или человека). Поэтому в экосистему придется

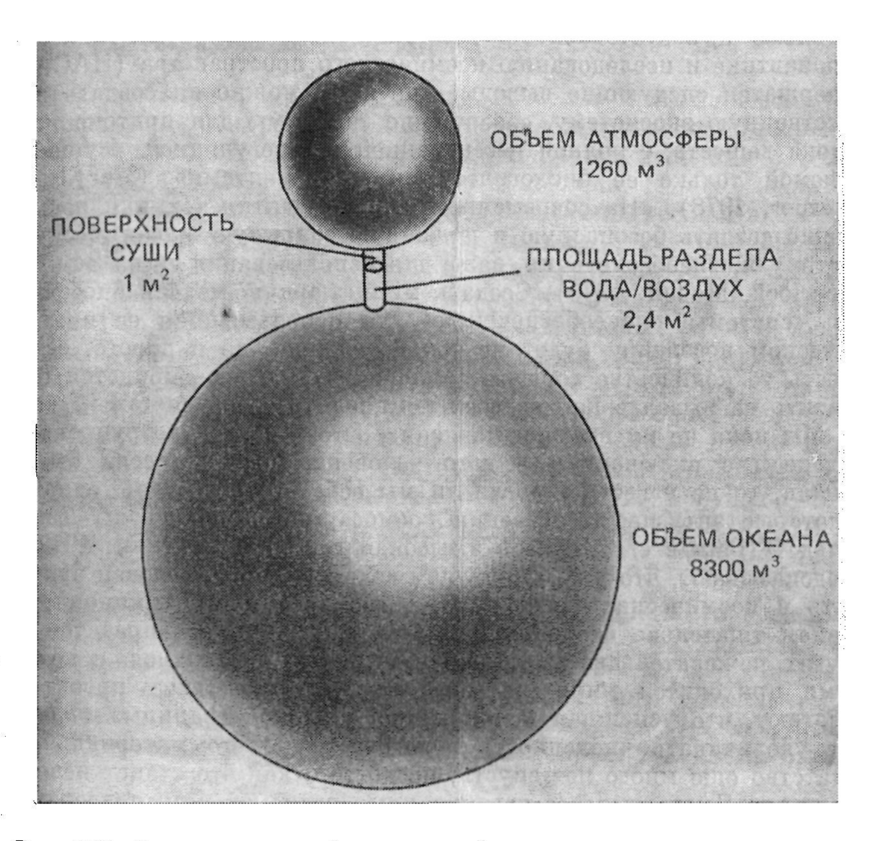


Рис. 2.20. Сравнительные объемы атмосферы и океана, приходящиеся на 1 м² суши и действующие как буфер. На рисунке не показана наземная растительность, занимающая большой объем, также помогающая биосфере сглаживать нарушающие воздействия.

включить нечто подобное обычным сельскохозяйственным и другим крупным растительным сообществам.

Основная задача, которую предстоит решить, — чем заменить буферную способность атмосферы и океанов, благодаря которой стабилизируется биосфера в целом. На Земле на каждый квадратный метр суши приходится более 1000 м³ атмосферы и почти 10 000 м³ океана плюс большие объемы постоянной растительности (рис. 2.20). Все они выполняют роль накопителей отходов, регуляторов и регенераторов. Очевидно, что для длительного пребывания человека в космосе часть этой буферной функции должны будут взять на себя механические устройства, работающие на солнечной (и, возможно, атомной) энергии. В двух появившихся несколько лет тому назад обзорах, посвященных этой

проблеме и подготовленных для Национального управления по аэронавтике и исследованию космического пространства (НАСА), содержатся следующие выводы: «не ясно, можно ли создать искусственную экосистему, совершенно закрытую для притока или оттока веществ, с полной регенерацией и с регуляцией, осуществляемой только ее биологическими компонентами» (MacElroy, Averner, 1978). «На современном этапе развития техники невозможно создать безопасную и надежную закрытую экологическую систему жизнеобеспечения, даже для использования ее на Земле» (Sperlock, Modell, 1978). Создать миниатюрную модель биосферной «системы жизнеобеспечения» для использования ее в космическом поселении будет не только сложно, но и дорого, если учесть то количество горючих ископаемых, которое придется потратить на вывод в космос всех компонентов этой системы.

Мы пока не имеем представления о том, как сконструировать мезокосм с включением в него человека, но даже если бы и узнали, то не известно, могли ли мы себе это позволить, однако некоторые энтузиасты освоения космоса, например физик Джеральд О'Нейл в своей книге «Высокая граница» (O'Neill, 1977), предсказывают, что уже в будущем веке миллионы человек будут жить в космических поселениях, обеспечиваемых функционированием тщательно отобранной биоты, свободной от паразитов и других нежелательных или непродуктивных организмов, с которыми приходится мириться на Земле. Авторы таких проектов полагают, что успешная колонизация «высокой границы» позволит увеличивать численность человечества и его материальное богатство еще много лет спустя, после того как это станет невозможно на Земле из-за ее ограниченных размеров. Для поддержания таких поселений можно будет использовать солнечную энергию и минеральные богатства спутников планет Солнечной системы и астероидов. Для начала О'Нейл предлагает собрать в космосе вращающуюся (для создания искусственной гравитации) трубообразную станцию диаметром 6,4 км и длиной 32,2 км, содержащую 1294,4 км^2 почвы. Примерно половина этой площади будет отведена для интенсивного сельского хозяйства. Такую «небольшую» космическую колонию должны, по мнению О'Нейла, населять 2 млн. человек. Если учесть, что на каждого человека в этой колонии будет приходиться всего около 640 м^2 площади почвы, а буферные объемы воздуха и воды будут невелики, возможность поддержания такого поселения без каких бы то ни было поступлений с Земли кажется сомнительной. К тому же на таком спутнике возникнут сложнейшие социальные, экономические и политические проблемы, а также проблема загрязнения среды. Далее в этой книге мы рассмотрим, до какой степени социополитические силы формируют и ограничивают условия жизни и рост человечества на Земле.

Город как гетеротрофная экосистема

Как уже отмечалось (с. 28), город[1], особенно промышленный, — неполная или гетеротрофная экосистема, получающая энергию, пищу, волокнистые материалы, воду и другие вещества с больших площадей, находящихся за его пределами. Как показано на рис. 2.21, город отличается от природной гетеротрофной экосистемы, например устричной банки, 1) гораздо более интенсивным метаболизмом на единицу площади, для чего требуется больший приток концентрированной энергии извне (в наше время поступающей главным образом в виде горючих ископаемых); 2) большими потребностями в поступлении веществ извне, например металлов для торговли и промышленности, не считая тех металлов (и сверх тех их количеств), которые необходимы для поддержания жизни; и 3) более мощным и более ядовитым потоком отходов, многие из которых — синтетические соединения, более токсичные, чем естественное сырье, из которого они получены. Следовательно, среда на входе и среда на выходе (см. рис. 2.2 на с. 27) для системы города значительно важнее, чем для такой автотрофной системы, как, например, лес.

Сейчас даже в засушливых районах большинство городов имеет широкий «зеленый пояс» или включает в себя автотрофный компонент: деревья, кустарники, травяные газоны, а часто озера и пруды; органическая продукция этого зеленого компонента не играет заметной роли в снабжении механизмов и людей, столь плотно населяющих город и его промышленный район. Без огромных поступлений пищи, горючего, электричества и воды механизмы (автомобили, фабрики и т. д.) прекратили бы работу. Люди либо вскоре погибли бы от голода, либо покинули город. Конечно, городские леса, луга и парки представляют собой огромную эстетическую и рекреационную ценность; они смягчают колебания температуры в городе, уменьшают шумовое и другие загрязнения, предоставляют местообитания певчим птицам и другим мелким животным и т. д. Но труд и горючее, затрачиваемые на орошение, удобрение, стрижку газонов, обрезку деревьев, удаление срезанных или сброшенных ветвей и листьев, а также другую работу, необходимую для поддержания частных и общественных зеленых зон города, увеличивают энергетические (и денежные) расходы на жизнь в городе. В табл. 2.4 сравнивается «застроенный лес»

[1] В этом разделе термин «город» используется как синоним географического понятия «стандартный урбанизированный район» (СУР), куда входят промышленные и жилые пригороды, часто простирающиеся далеко за официальные границы города. Граничащие между собой или частично перекрывающиеся города (как, например, «города-двойники» Миннеаполис и Сент-Пол в шт. Миннесота) обычно рассматриваются как один СУР.

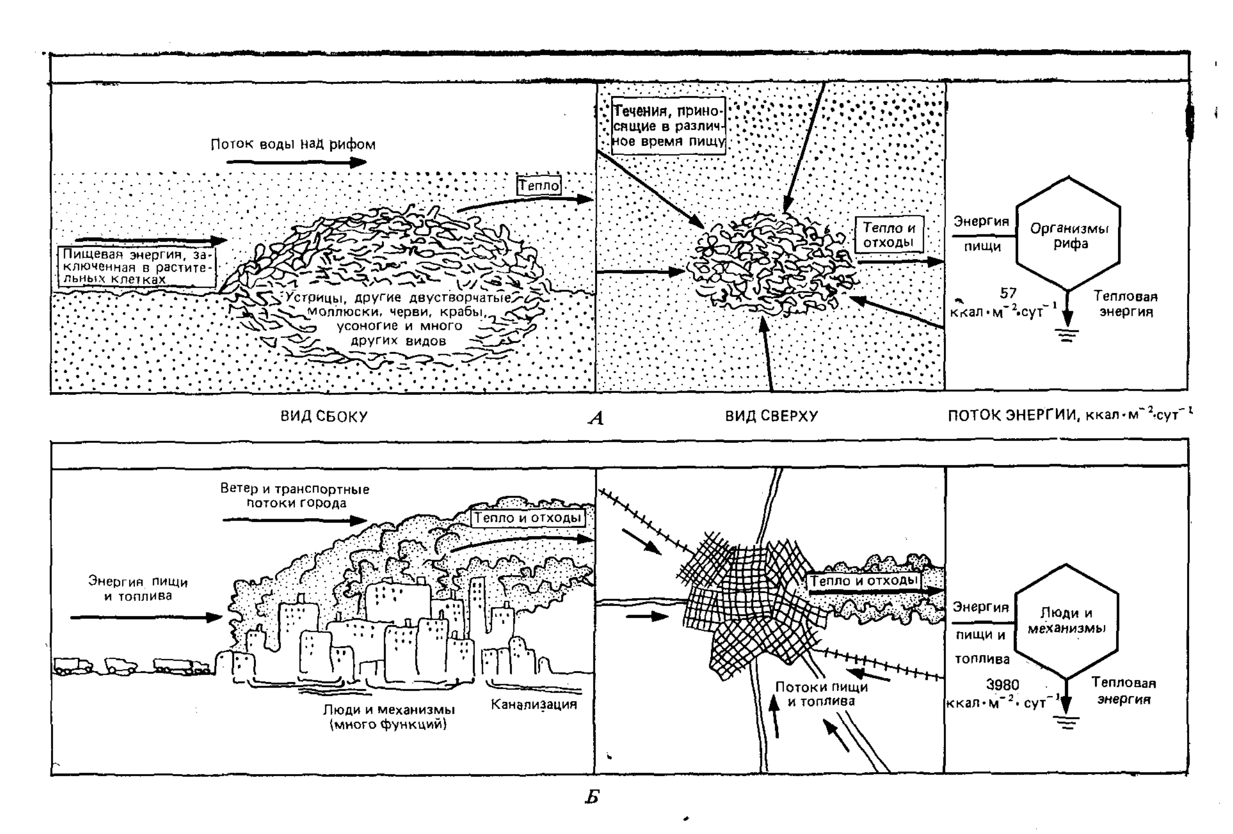


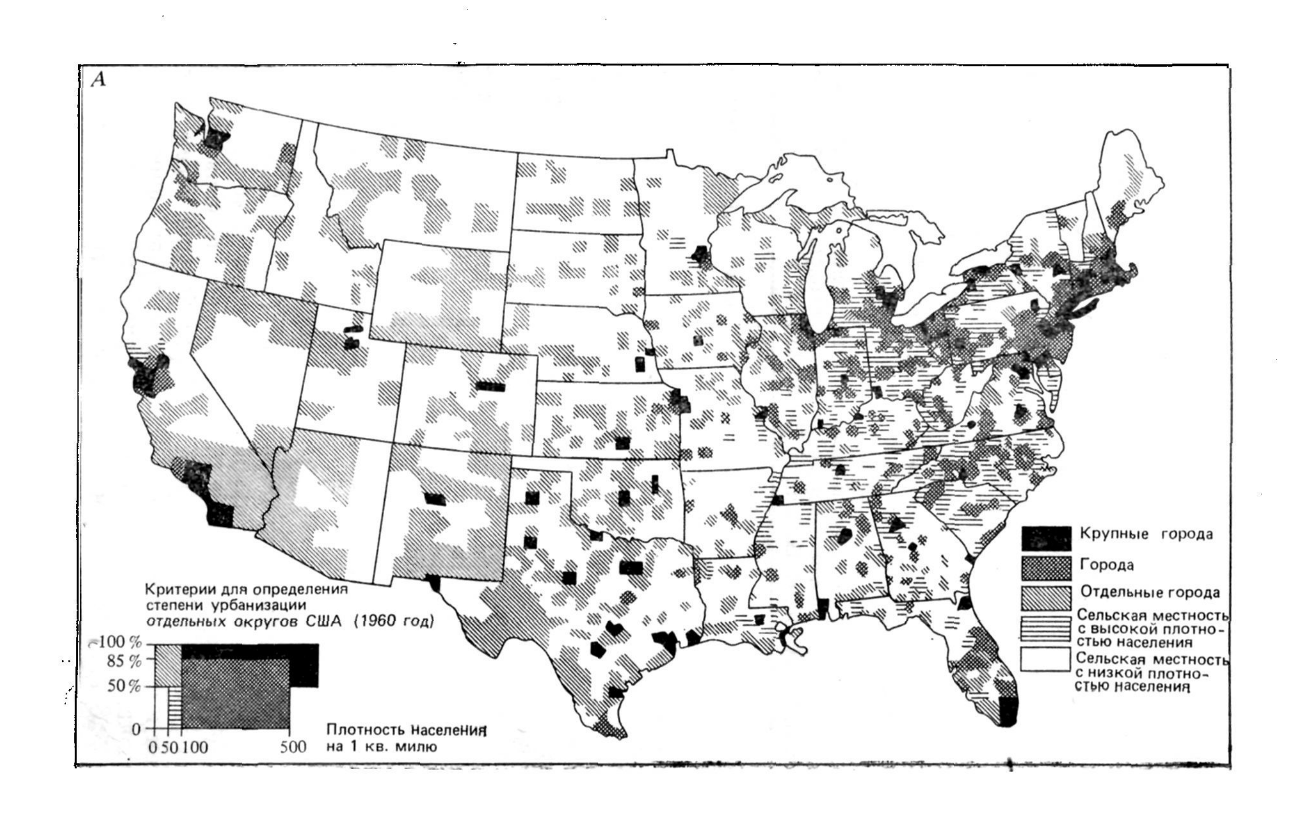
Рис. 2.21. Гетеротрофные экосистемы. *А*. Один из естественных «городов» — устричная банка, целиком зависящая от поступления энергии пищи с большой площади окружающей среды. *Б*. Индустриализованный город, существование которого поддерживается колоссальным притоком топлива и пищи, причем соответственно возникает значительный отток в виде тепла, промышленных и бытовых отходов. Потребности одного квадратного метра города в энергии примерно в 70 раз превышают потребности такой же площади устричной банки. Они составляют около 4000 ккал/сут, а в год — около 1,5 млн. ккал. (По H. Odum, 1971, с разрешения автора и издательства John Wiley and Sons.)

в Мадисоне (шт. Висконсин) с соседним, ненарушенным лесом. Около 30% жилого района покрыто бетоном или занято зданиями и другими «непроницаемыми» объектами, но в пересчете на площадь, занятую растениями, «застроенный лес» благодаря садоводческой деятельности человека и особенно удобрению и орошению характеризуется гораздо большим видовым разнообразием растений и большей продуктивностью. Вынос органического вещества из природного леса невелик или вовсе отсутствует, но более половины годичного прироста в виде древесины, листьев и срезанной травы с застроенной территории вывозится на свалки или для заполнения котлованов. Для общества было бы полезнее, если это органическое вещество использовалось для удобрения почв на полях и огородах. К счастью, теперь появилась тенденция использовать его именно так.

Таблица 2.4. Сравнение естественного леса и прилегающей к нему застроенной лесистой местности в Мадисоне, шт. Висконсин. (Неопубликованная рукопись G. J. Lawson, G. Cottam, O. L. Loucks.)

	Естественный лес	Застроенный лес
Число видов деревьев	10	75
Число видов кустарника	20	74
Биомасса деревьев (средняя сухая масса надземных частей), кг·м$^{-2}$	27	10
Годовая чистая продукция всей растительности, кг·м$^{-2}$	812	719
Чистая продукция на занятой площади (в случае застроенной местности без учета 30% площади, где лес вырублен), г·м$^{-2}$	812	1027
Внесение удобрений, кг·га$^{-1}$	0	136
Годовой экспорт органических веществ, г·м$^{-2}$	0	497
Затраты воды на орошение	0	Большие (точно не известны)

Изучив лужайку в пригороде, Фолк (Falk, 1976) обнаружил, что баланс между поступлением и выходом довольно близок к таковому кукурузного поля или естественной влажной прерии, хотя на газоне птицы съедали в 30 раз больше насекомых и семян, чем в сравнимой прерии. Ежегодные энергетические дотации для газона, такие, как труд, бензин, удобрения и т. д., оцениваются в 528 ккал·м$^{-2}$; примерно столько же требуется на то, чтобы вырастить хороший урожай кукурузы. Так что состоятельные обитатели пригородов живут не хлебом единым: они готовы тратить на лужайку перед домом столько же энергии, сколько ее вложено в пищу, поступающую к ним на стол. И разумеется,



A
Крупные города
Города
Отдельные города
Сельская местность с высокой плотностью населения
Сельская местность с низкой плотностью населения
Критерии для определения степени урбанизации отдельных округов США (1960 год)
100 %
85 %
50 %
0
0 50 100
500
Плотность населения на 1 кв. милю

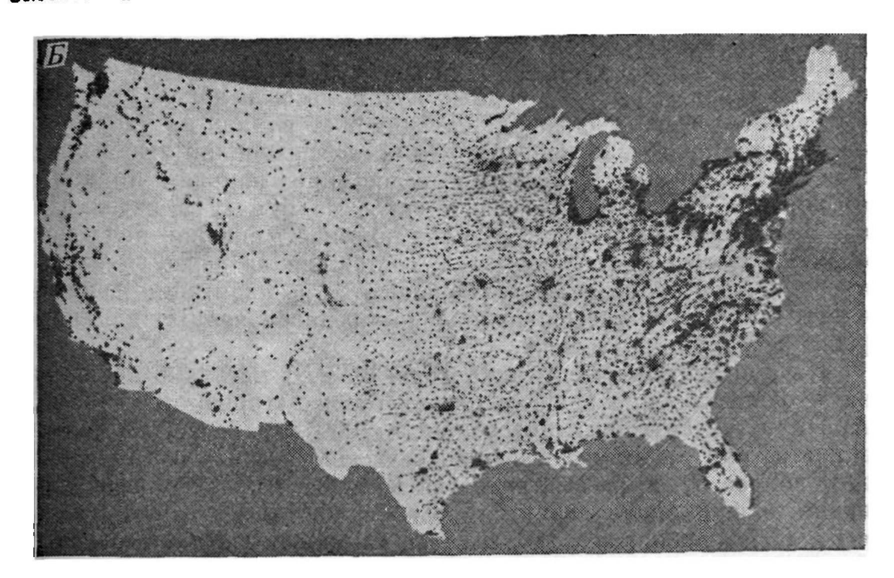


Рис. 2.22. Урбанизация в США. Для большой (и быстро растущей) части страны плотность населения составляет 19,3 человека на 1 км^2 или выше (все заштрихованные области на рис. *А*) и, что еще важнее, здесь высока плотность использования энергии (см. рис. *Б*, где темными пятнами показан свет, заметный ночью со спутника).

продажа оборудования и химикатов для ухода за газонами составляет важный род занятий в пригородах.

Быстрая урбанизация и рост городов в последние полвека изменили лик Земли, по-видимому, сильнее, чем все другие виды деятельности человека за всю его историю. На двух картах (рис. 2.22) показан размах урбанизации и влияния городов в США. На карте *А* (с. 92) штриховкой разной частоты покрыты районы с плотностью населения 50 и более человек на 1 квадратную милю. Рис. 2.22, *Б* представляет собой фотокарту, скомпонованную из негативов, полученных ночью со спутника; темные участки — города, пригороды и плотно заселенные сельские местности, освещенные электрическим светом. В сущности, эта карта показывает плотность распределения энергии (использования электричества). Зоны с плотностью энергии, достигающей городского уровня, сейчас сплошной полосой простираются от Бостона до Вашингтона, от Питтсбурга до Кливленда и Детройта, вдоль западных и южных берегов озера Мичиган, восточного побережья Флориды и участков Калифорнийского побережья.

Даже в развивающихся странах города растут гораздо быстрее, чем общая численность населения. Площадь суши, занятая городами, не так уж велика — всего 1—5% в разных районах мира.

Но, воздействуя на свои обширные среды на входе и на выходе, города изменяют природу водных путей, лесов и полей, не говоря уже об атмосфере и океанах. Город может влиять на удаленный от него лес не только непосредственно загрязнением воздуха или спросом на продукты леса, но и косвенно, изменяя принципы лесоводства. Например, большой спрос на бумагу и изделия из нее оказывает очень сильное экономическое давление, под действием которого естественные леса, состоящие из деревьев разных пород и разного возраста, превращаются в плантации деревьев одного вида и возраста, специально предназначенные для переработки в бумажную массу.

Ночной снимок со спутника (рис. 2.22, *Б*) наглядно показывает, что потребление энергии делает города «горячими точками». Акр или гектар города потребляет в 1000 или более раз больше энергии, чем такая же площадь сельской местности (подробнее этот вопрос будет рассматриваться в гл. 3). Образующиеся в результате функционирования города тепло, пыль и другие вещества, загрязняющие воздух, заметно изменяют климат городов по сравнению с климатом окружающей местности. Как правило, в городах теплее (см. рис. 2.23), в них повышена облачность, меньше солнечного света, больше мороси и тумана, чем в прилежащей сельской местности. Строительство городов (особенно строительство вилл и промышленных предприятий в пригородах) стало в США ведущей причиной эрозии почвы, угрожающей свести к нулю результаты мер по сохранению почв в сельскохозяйственных районах, которые обошлись очень недешево. Экологически разумная система охраны почв сложилась в результате объединенных усилий правительственных органов и университетов после возникновения «пылевой чаши»[1] и связанных с эрозией почвы катастроф 30-х годов. Проблемы городских экосистем требуют для своего решения не меньших усилий.

Даже слабонаселенные, удаленные от городов районы (на рис. 2.22, *А* не заштрихованы) могут подвергаться сильному их влиянию, поскольку из таких районов в города поступают продукты питания, минеральное сырье, вода и другие материалы. Кроме того, влияние загрязнений воды и воздуха может ощущаться очень далеко от города.

Можно оценить размер среды на входе какого-либо из американских городов, если учесть, что на душу населения в промышленно-городских районах США расходуется в день пищи примерно с 0,8 га сельскохозяйственных угодий, бумажных и деревянных изделий — с 0,4 га лесных угодий и воды — около 7570 л.

[1] Район на западе США, сильно пострадавший от эрозии почвы. — *Прим. перев.*

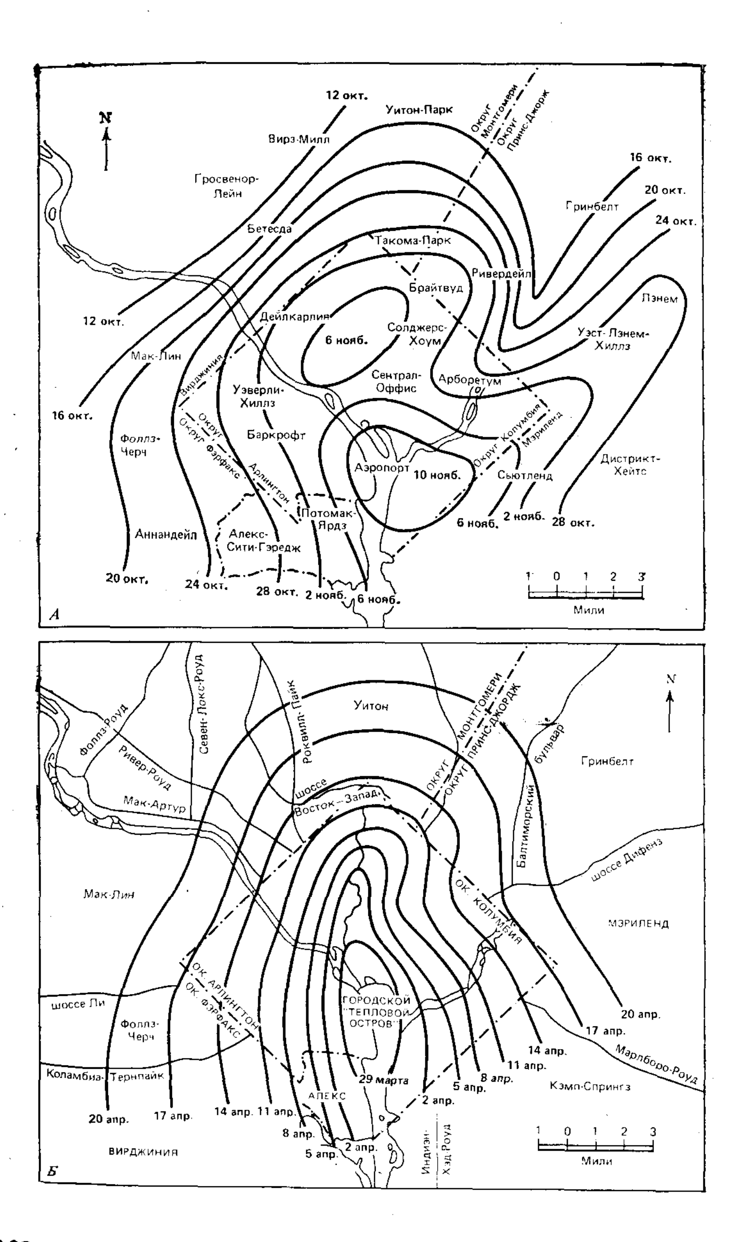


Рис. 2.23. Вашингтон, представляющий собой своеобразный «теплый остров», где осенью и весной теплее, чем в прилегающей местности. *А*. Обозначены средние даты первых осенних заморозков. *Б*. Обозначены средние даты последних весенних заморозков. (Данные подготовлены С. А. Woollum, Бюро погоды США.)

Таким образом, для того чтобы кормить, одевать, поить и умывать город, занимающий 259 км², с населением в 1 млн. человек, требуется гораздо большая площадь; лишь для производства продуктов питания необходимо около 0,8 млн. га или 8090 км². Для получения ежедневно 7,6 млрд. л воды необходим очень большой водосборный бассейн даже в районах с обильными осадками. В засушливой западной части США только обширные горные водосборные бассейны могут обеспечить водой такие большие города, как Денвер, Тексон и Лос-Анджелес, и здесь используются или будут вскоре использоваться практически все поверхностные воды (они уже «приписаны» законом к городам, но этими законными правами пока не везде пользуются).

Хотя среда на выходе города, как правило, меньше, географическое распространение кислых дождей, источники которых — промышленные районы (см. с. *10—11*), показывает, что этот компонент городской экосистемы расширяется. В развивающихся странах города характеризуются менее интенсивным «городским метаболизмом», соответственно меньшим потреблением энергии и менее обширными средами на входе и на выходе. Но отсутствие в этих городах очистных сооружений для бытовых и промышленных стоков часто приводит к более сильному воздействию на окружающую природу, чем это наблюдается в окрестностях городов в технически развитых районах мира.

Современный город — паразит своего сельского окружения. При существующем порядке хозяйствования город не производит или почти не производит пищи или других органических веществ, не очищает воздух и не возвращает или почти не возвращает в круговорот воду или неорганические вещества. Город, по крайней мере теоретически, можно рассматривать и с другой точки зрения, считая, что он находится в симбиотических отношениях с окружающей его местностью, поскольку производит и вывозит товары и услуги, деньги и культурные ценности, обогащая всем этим сельское окружение и получая взамен также товары и услуги. Город или урбанизированный район в своих административных границах или в том виде, в каком он показан на картах, не имеет какой-то особой «экологии», отграниченной от экологии окружающей сельской местности. Социологи слишком часто полагают, что экология города как наука занимается изучением взаимодействия человека и среды только в застроенной части города. Это слишком узкое понимание. Чтобы воспринимать город и его проблемы в их реальной сложности, мы должны преодолеть узость нашего мышления и вынести границы наших активных действий далеко за пределы города. Город можно считать экосистемой в полном смысле слова только в том случае, если мы учитываем его обширные среды на входе и на выходе. Одно из имеющихся, к сожалению, в США препятствий для та-

кого разумного подхода — давно укоренившееся и во многом порочное политическое разделение между городом и сельской местностью. Оно поддерживает постоянную политическую «войну» и недальновидные своекорыстные местнические интересы, но в перспективе может затронуть интересы отдельных штатов и страны в целом. Пока городские и сельские лидеры не научатся ставить общие интересы выше частных, управление городом как функциональной экосистемой останется только на бумаге.

Более подробные сведения о городах и их проблемах можно найти в работах Сааринена, Девиса, Лоури, Гендерсона, Уорда и Ньюленда (Saarinen, 1943; Davis, 1965; Lowry, 1967; Henderson, 1974; Ward, 1976; Newland, 1980).

Агроэкосистемы

Агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы), как и города, зависят в своих энергетических потребностях от удаленных от них районов, и отходы этих систем также могут влиять на удаленные районы. Разумеется, в отличие от городов неотъемлемую часть агроэкосистем составляет автотрофный компонент, или «зеленый пояс». Агроэкосистемы отличаются от естественных или полуестественных экосистем, работающих на энергии солнечного света, таких, как озера, леса и т. д., в основном тремя особенностями: 1) они получают находящуюся под контролем человека вспомогательную энергию, дополняющую или заменяющую солнечную; эта вспомогательная энергия поступает в виде мышечных усилий человека и животных, удобрений, пестицидов, орошающей воды, работы машин, действующих на горючем, и т. д.; 2) разнообразие организмов резко снижено (также в результате действий человека), чтобы максимизировать выход какого-то одного продукта (пищевого или иного); и 3) доминирующие виды растений и животных подвергаются искусственному, а не естественному отбору. Другими словами, агроэкосистемы организуются и управляются таким образом, чтобы направлять как можно больше энергии солнечного света или какой-либо другой на производство продуктов питания. Это достигается двумя путями: 1) использованием вспомогательной энергии для поддержания системы, что в природных экосистемах осуществляется солнечной энергией; таким образом в агроэкосистеме значительно большее количество солнечной энергии переходит непосредственно в пищу; 2) селекцией возделываемых растений и домашних животных с целью получения оптимальной продукции в специализированной среде с энергетическими дотациями. Как и при любом интенсивном и специализированном землепользовании, определенным выгодам сопутствуют и некоторые потери: эрозия почвы, загрязнение из-за сноса пестицидов и удобрений в водоемы, высокая

7 Заказ № 1383

стоимость горючего, повышенная чувствительность системы к изменениям погоды и к вредителям.

Примерно 10% свободной от льда суши — это пахотные земли, в основном бывшие природные степи, прерии и леса и в меньшей степени пустыни и болота. Еще 20% суши занимают пастбища, предназначенные для производства не растительной, а животной пищи. Таким образом, сельскому хозяйству в самом широком смысле слова отведено около 30% площади суши. Проведенный недавно подробный анализ продовольственной ситуации в мире привел к выводу, что сейчас используются все лучшие земли, т. е. земли, легче всего поддающиеся обработке при современном состоянии техники. Дополнительное использование менее пригодных земель потребует очень больших затрат и, возможно, разработки новых типов агроэкосистем (см. President's Science Advisory Committee report, 1967 и National Academy of Science report, 1977).

Рискуя излишним упрощением, можно разделить агроэкосистемы на два обширных типа:

1. Агроэкосистемы доиндустриального периода — самодостаточные, с интенсивным использованием дополнительной энергии в виде мышечных усилий человека и животных; поставляют продукты питания для самого фермера (и его семьи) и для продажи или обмена на местных рынках.

2. Интенсивные механизированные агроэкосистемы с крупными энергетическими дотациями в форме горючего, химикатов и работы машин; поставляют продукты питания в количестве, превышающем местные потребности, избыток продуктов идет на экспорт, и, таким образом, простые продукты питания превращаются в товар, играющий важную роль в экономике.

Около 60% пахотных земель в мире обрабатывается доиндустриальным способом, причем бо́льшая часть из них находится в развивающихся странах Азии, Африки и Южной Америки с высокой численностью населения. Для этих стран характерно большое число типов сельского хозяйства, приспособленных к различным местным почвенным, водным и климатическим условиям; однако при общем рассмотрении можно выделить три основных типа агроэкосистем: 1) скотоводческие системы, 2) кочевые или подсечно-огневые системы и 3) заливные и другие постоянные немеханизированные системы.

Скотоводство, практикуемое в аридных и полуаридных регионах (особенно в саваннах и граслендах Африки), предполагает разведение крупного рогатого скота или других домашних животных и использование продуктов животноводства — молока, мяса, шкур и т. д. Кочевое земледелие, когда-то практиковавшееся по всему миру, широко распространено и сейчас в лесных районах тропиков. После расчистки участков леса и сжигания древесных

остатков (последние иногда оставляют на почве в качестве мульчи), на этой площади в течение нескольких лет выращиваются сельскохозяйственные культуры, пока не истощится запас питательных веществ, используемых растениями и вымываемых из почвы. Тогда этот участок забрасывается, чтобы в результате естественного восстановления леса пополнился запас питательных веществ. Постоянное немеханизированное земледелие веками существовало в Юго-Восточной Азии и других районах мира, удивительно хорошо удовлетворяя потребности миллионов людей в пище. Самые продуктивные из этих агроэкосистем получают дополнительную энергию в форме орошения во время паводков, либо естественных, сезонных — вдоль рек и в плодородных дельтах, либо искусственно управляемых — как в древней орошаемой каналами культуре риса.

Доиндустриальные системы сельского хозяйства часто называют «примитивными» или «направленными только на выживание», тем не менее эти системы могут быть весьма сложными и часто гармонируют с природными экосистемами. Они бывают очень эффективными, если оценивать их по количеству произведенной пищи на единицу затраченной энергии. Например, Раппапорт (Rappaport, 1967, 1971) обнаружил, что в Новой Гвинее на сложных огородах со смешанными культурами производится около 24 млн. ккал пищи на 1 га при затратах человеческого труда в 1,4 млн. ккал, т. е. соотношение полученной и затраченной энергии составляет 16 : 1. Многие механизированные агроэкосистемы, напротив, потребляют не меньше (а то и больше) энергии, чем возвращают ее в виде продуктов питания. Если мерой успеха считать продолжительность существования системы земледелия, следует признать, что заливная культура риса, насчитывающая не одну тысячу лет на Филиппинах и в других странах, заслуживает сохранения. Тем более, что современная культура риса, сильно зависящая от дешевого топлива и удобрения, возможно, не переживет век нефти.

Однако следует отметить, что даже хорошо приспособленные, постоянные доиндустриальные системы, эффективно использующие энергию, не могут производить достаточно много избыточных продуктов питания, чтобы прокормить огромные города; это возможно только при обширнейших сельскохозяйственных площадях «на входе» города и при чрезвычайной эффективности средств доставки, сохранения и складирования пищи. Кроме того, как может засвидетельствовать любой опытный садовод-любитель, сам производящий для себя продукты питания (с небольшим излишком для угощения соседей, продажи или обмена), такие системы требуют затраты большого количества «человеко-часов». Таким образом, неиндустриализованное сельское хозяйство эффективно сберегает энергию, но оно менее продуктивно в пересчете

на количество продуктов питания, производимых одним фермером, и, как правило, дает меньший урожай на единицу площади, чем интенсивное механизированное сельское хозяйство. Как известно, выигрывая в чем-то одном, мы проигрываем в другом, ничто не дается нам даром.

Ранее говорилось, что механизированное земледелие выгодно использовало доступность сравнительно недорогого топлива, удобрений и других химических соединений (для производства которых также требуется немало топлива) и, разумеется, достижения высокоразвитой науки и техники; это касается не только агротехники, но и генетики, а также переработки пищевого сырья и торговли. В невероятно короткий по сравнению с долгой историей развития сельского хозяйства период в США и других индустриализованных странах был совершен переход от мелких ферм с большой долей населения, зарабатывающего на жизнь в сельской местности, к современному способу ведения хозяйства, когда в сельской местности живет всего 4% населения, обрабатывая более крупные участки и производя больше продуктов питания при использовании в сумме меньшей площади. Урожай субсидируемых горючим агроэкосистем, занимающих около 40% пахотных земель мира, дал хотя бы временную передышку в отчаянной гонке между ростом численности населения и продукцией пищи. Но стоимость энергетических субсидий растет, и все растет число стран, неспособных прокормить себя и вынужденных ввозить продукты питания из нескольких стран мира (в том числе из США), имеющих излишки для экспорта, так что положение начинает становиться угрожающим.

Если число фермеров в развитых странах значительно снизилось, то численность поголовья скота и птицы не упала, и интенсивность производства животных продуктов увеличилась не менее, чем растительных. Мясной скот теперь откармливают не травой, а зерном, а кур как яйце- или мясопроизводящие машины выводят и содержат, заключая их в проволочные клетки при искусственном освещении и пичкая стимулирующими рост комбикормами и лекарствами. В США бо́льшая часть урожая кукурузы (а также других злаков и сои) идет в пищу домашнему скоту, мясо которого, быть может, даже в излишнем количестве идет на стол не беднякам, а сильным мира сего.

Думая о давлении человека на окружающую среду и ресурсы, нельзя забывать, что сельскохозяйственных животных в мире гораздо больше, чем людей, и они потребляют примерно в пять раз больше калорий, чем люди. И это без учета животных, содержащихся дома просто из любви к ним, а они тоже потребляют массу пищи. К счастью, часть этих калорий, например калории, содержащиеся в траве, человеком непосредственно не потребляются. Отношение численности сельскохозяйственных животных к численности населения наиболее велико в Новой Зеландии: около 37 животных на душу населения. Таким образом, хотя демографы часто приводят Новую Зеландию как пример страны с низкой плотностью населения, люди сильно действуют на ее природу через овец, выедающих траву.

История развития интенсивного механизированного сельского хозяйства на Среднем Западе США с 1830 по 1980 г., а также экологические последствия изменений в землепользовании кратко рассмотрены в табл. 2.5. Здесь подведены итоги так называемой

Таблица 2.5. История развития интенсивного сельского хозяйства на Среднем Западе США. (Данные за 1833—1980 гг. по Auclair, 1976; «тенденции на будущее» — оптимистические прогнозы автора.)

Годы	Характеристика хозяйства
1833—1934	90% прерии, 75% болотистых местностей и все леса на хороших почвах превращены в пахотные земли и пастбища, природная растительность осталась в основном на крутых склонах и недостаточно мощных неплодородных почвах.
1934—1961	Интенсификация фермерского хозяйства, сопровождаемая энергетическими и химическими дотациями, механизацией, увеличением специализации по культурам и возделывания монокультур. По мере того как увеличивалась урожайность, упала общая площадь пахотных земель и на 10% вырос лесной покров.
1961—1980	Увеличение энергетических субсидий, размера ферм и интенсивности полеводства на лучших почвах, особое распространение непрерывной культуры выгодных хлебных злаков и соевых бобов (с параллельным уменьшением применения севооборота и оставления земель под паром). Много зерна выращивается на экспорт. В этот период урожайность многих культур достигла максимума. Увеличение потерь сельскохозяйственных угодий в связи со строительством городов и из-за эрозии почвы. Ухудшение качества воды в связи с увеличением сноса удобрений и пестицидов.
1980 и тенденции на будущее	Увеличение энергетической эффективности, использование отходов урожая на мульчирование и силос, смешанное возделывание нескольких культур, ограничение вспашки, интегрированная борьба с вредителями и другие методы, сохраняющие почву, воду, дорогостоящее топливо и уменьшающие загрязнение воздуха и воды. Для производства спирта на топливо выведены специальные культуры, богатые углеводами. В действие вводятся государственные и местные планы землепользования, сокращающие потерю хороших почв, связанную с эрозией и городским строительством.

революции XX в. в американском сельском хозяйстве. Поскольку и интенсивность энергетических субсидий, и урожаи, видимо, уже достигли максимума, повышение вкладов, возможно, приведет к уменьшению выхода (действие отрицательной обратной связи). Таким образом, в будущем можно ожидать некоторых изменений в сельскохозяйственной стратегии (см. последние строки таблицы).

Более подробные сведения об агроэкосистемах приведены в работах Спеддинга, Харпера, Кокса и Эткинса, Эванса (Spedding, 1971; Harper, 1974; Cox, Atkins, 1979; Evans, 1980).

8. Классификация экосистем

Определения

Экосистемы можно классифицировать по их функциональным или структурным признакам. Пример полезной функциональной классификации — деление, основанное на количестве и качестве поступающей энергии, «движущей силы». Широко используется классификация по *биомам* (объяснение термина см. в гл. 1, с. 14), основанная на типе растительности и(или) основных стабильных физических чертах ландшафта.

Объяснения

Хотя классификацию экосистем в отличие от классификации организмов (т. е. таксономии) нельзя рассматривать как самостоятельную дисциплину, человек, по-видимому, стремится внести упорядоченность во все разнообразие явлений или предметов (например, книг в библиотеке), с которым ему приходится сталкиваться в своей повседневной жизни. Экологи не пришли к какой-то единой классификации типов экосистем или хотя бы к единой основе для такой классификации, и это хорошо: разнообразие подходов полезно.

Энергия — прекрасная основа для функциональной классификации, поскольку это главный общий знаменатель всех экосистем, как природных, так и управляемых человеком. В основе широко распространенной биомной классификации лежат заметные постоянные макроструктурные черты. В наземных местообитаниях такие черты обычно связаны с типом растительности, как бы интегрирующем в своем облике особенности организмов и климатических, гидрологических и почвенных условий. В водных местообитаниях, где растительность часто малозаметна, в основе выделения крупных типов экосистем лежат главные физические черты, например «стоячая вода», «текущая вода», «морской континентальный шельф» и т. д.

Примеры

Классификация, основанная на энергетике, приводится в табл. 3.18 и будет рассмотрена после того, как в следующей главе мы кратко ознакомимся с основными законами поведения энергии. Биомная классификация, основанная на особенностях макроструктуры, приведена в табл. 2.6. Наземные биомы выделяют по естественным или исходным чертам растительности, а типы водных экосистем выделяют по геологическим и физическим особенностям. Перечисленные в табл. 2.6 шестнадцать основных типов экосистем представляют собой ту среду, на которой развилась человеческая цивилизация. Вместе с тем таблица представляет собой список основных биотических сообществ, поддерживающих жизнь на Земле.

Таблица 2.6. Основные типы природных экосистем и биомов биосферы

Наземные биомы	
	Тундра: арктическая и альпийская
	Бореальные хвойные леса
	Листопадный лес умеренной зоны
	Степь умеренной зоны
	Тропические грасленд и саванна
	Чапараль — районы с дождливой зимой и засушливым летом
	Пустыня: травянистая и кустарниковая
	Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны
	Вечнозеленый тропический дождевой лес
Типы пресноводных экосистем	
	Лентические (стоячие воды): озера, пруды и т. д.
	Лотические (текучие воды): реки, ручьи и т. д.
	Заболоченные угодья: болота и болотистые леса
Типы морских экосистем	
	Открытый океан (пелагическая)
	Воды континентального шельфа (прибрежные воды)
	Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством)
	Эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, соленые марши и т. д.)

В Приложении дается карта, а также более подробное описание основных типов экосистем, снабженное фотоснимками. В последующих главах при обсуждении общих принципов экологии мы будем ссылаться на эту карту, снимки и описания.

ГЛАВА 3

Энергия в экологических системах

1. Обзор фундаментальных концепций, связанных с энергией: закон энтропии

Определения

Энергию определяют как способность производить работу. Свойства энергии описываются следующими законами. *Первый закон термодинамики*, или *закон сохранения энергии*, гласит, что энергия может переходить из одной формы в другую, но она не исчезает и не создается заново. Свет, например, есть одна из форм энергии, так как его можно превратить в работу, тепло или потенциальную энергию пищи в зависимости от ситуации, но энергия при этом не пропадает. *Второй закон термодинамики*, или *закон энтропии*, формулируется по-разному, в частности таким образом: процессы, связанные с превращениями энергии, могут происходить самопроизвольно только при условии, что энергия переходит из концентрированной формы в рассеянную (деградирует). К примеру, тепло горячего предмета самопроизвольно стремится рассеяться в более холодной среде. Второй закон термодинамики можно сформулировать и так: поскольку некоторая часть энергии всегда рассеивается в виде недоступной для использования тепловой энергии, эффективность самопроизвольного превращения кинетической энергии (например, света) в потенциальную (например, энергию химических соединений протоплазмы) всегда меньше 100%. *Энтропия* (от греч. entropia — поворот, превращение) — мера количества связанной энергии, которая становится недоступной для использования. Этот термин также используется как мера изменения упорядоченности, которая происходит при деградации энергии.

Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы в целом — способность создавать и поддер-

живать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние с низкой энтропией. Низкая энтропия достигается постоянным и эффективным рассеянием легко используемой энергии (например, энергии света или пищи) и превращением ее в энергию, используемую с трудом (например, в тепловую). Упорядоченность экосистемы, т. е. сложная структура биомассы, поддерживается за счет дыхания всего сообщества, которое постоянно «откачивает из сообщества неупорядоченность». Таким образом, экосистемы и организмы представляют собой открытые неравновесные термодинамические системы, постоянно обменивающиеся с окружающей средой энергией и веществом, уменьшая этим энтропию внутри себя, но увеличивая энтропию вовне в согласии с законами термодинамики.

Объяснения

Фундаментальные концепции физики, сформулированные в предыдущем параграфе, — это важнейшие из законов природы, имеющие универсальное значение. Насколько нам известно, из этих физических законов нет исключений и никакие технические изобретения не могут их нарушить. Любая искусственная или естественная система, не подчиняющаяся этим законам, обречена на гибель. На рис. 3.1 на примере превращения путем фотосинтеза энергии Солнца в энергию пищи, происходящего в дубовом листе, иллюстрируется действие двух законов термодинамики.

Все разнообразие проявлений жизни сопровождается превращениями энергии, хотя энергия при этом не создается и не уничтожается (первый закон термодинамики). Энергия, получаемая в виде света поверхностью Земли, уравновешивается энергией, излучаемой с поверхности Земли в форме невидимого теплового излучения. Сущность жизни состоит в непрерывной последовательности таких изменений, как рост, самовоспроизведение и синтез сложных химических соединений. Без переноса энергии, сопровождающего все эти изменения, не было бы ни жизни, ни экологических систем. Наша цивилизация — лишь одно из замечательных явлений природы, зависящих от постоянного притока концентрированной энергии. Если бы, потеряв способность добывать и хранить достаточное количество высококачественной энергии, человеческое общество стало закрытой системой, оно в соответствии со вторым законом термодинамики вскоре утратило бы упорядоченность.

Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри

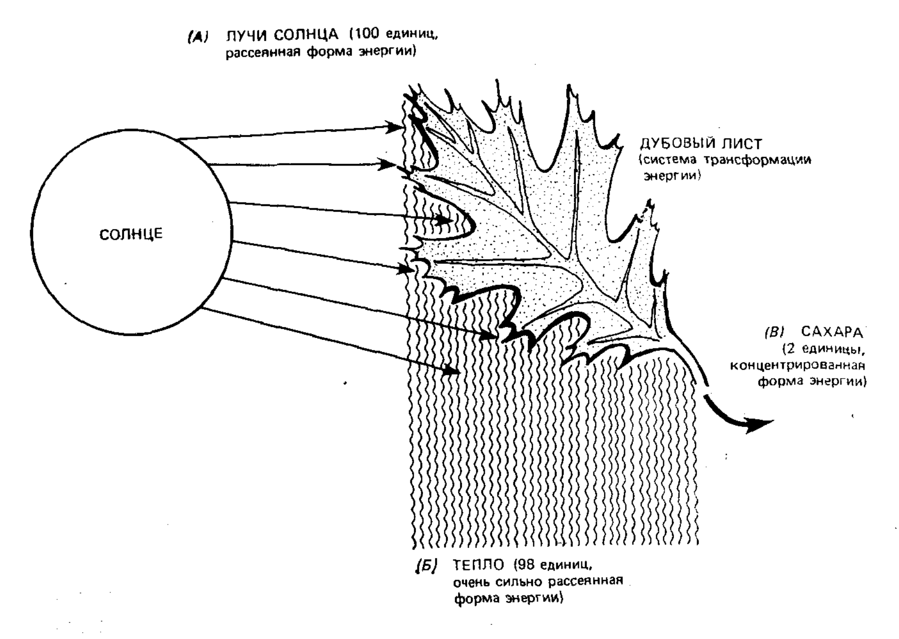


Рис. 3.1. **Действие двух законов термодинамики в случае превращения энергии Солнца в энергию пищи (сахара) путем фотосинтеза.** $A=Б+В$ (первый закон); *В* всегда меньше *А*, так как при трансформации энергии часть ее рассеивается (второй закон).

системы. Таким образом, отношения между растениями — продуцентами и животными — консументами, между хищником и жертвой, не говоря уже о численности и видовом составе организмов в каждом местообитании, лимитируются и управляются потоком энергии, превращающейся из ее концентрированных форм в рассеянные. Особое внимание экологов привлекают вопросы преобразования энергии горючего, атомной энергии и других форм концентрированной энергии в индустриализованном обществе. Таким образом, все типы экосистем регулируются теми же основными законами, которые управляют и неживыми системами, скажем электромоторами и автомобилями. Различие заключается в том, что живые системы, используя часть имеющейся внутри них доступной энергии, способны самовосстанавливаться и «откачивать» неупорядоченность, а машины приходится чинить и заменять, используя при этом внешнюю энергию. Восхищаясь машинами, мы забываем, что уменьшение энтропии в результате использования машин требует затраты значительных энергетических ресурсов.

Когда свет поглощается каким-либо предметом, который при этом нагревается, световая энергия превращается в другую форму энергии — тепловую, т. е. в энергию колебательных и поступательных движений молекул, из которых состоит предмет. В результате неравномерного поглощения солнечных лучей сушей и водой возникают теплые и холодные области, это служит причиной образования воздушных потоков, которые могут вращать ветряные двигатели и выполнять другую работу, скажем поднимать воду насосом против действия силы тяжести (например, из колодца). Итак, в этом случае энергия света превращается в тепловую энергию земной поверхности, а затем в *кинетическую* энергию движущегося воздуха, которая выполняет работу по подъему воду. При поднятии воды энергия не исчезает, а превращается в *потенциальную*, поскольку энергию, скрытую в поднятой воде, можно снова превратить в какую-либо другую форму энергии, если дать воде опять упасть в колодец. Энергия, необходимая для создания потока кинетической энергии, называется *затраченной энергией*. В нашем примере затраченная энергия ветра равна той солнечной энергии, которая этот ветер породила.

Как сказано в предыдущих главах, пища, созданная в результате фотосинтетической активности зеленых растений, содержит потенциальную энергию, которая при потреблении пищи организмами превращается в другие формы энергии. Количество энергии в какой-либо форме всегда пропорционально количеству той формы энергии, в которую она переходит; поэтому, зная одну величину, можно рассчитать другую. «Потребленная» энергия на самом деле не расходуется. Она только переводится из состояния, в котором ее легко превратить в работу, в состояние с малой возможностью использования. Бензин в баке автомобиля действительно расходуется, но энергия, содержащаяся в нем, не исчезает, а превращается в формы, уже непригодные для использования в автомобиле.

Согласно второму закону термодинамики, любой вид энергии в конечном счете переходит в форму, наименее пригодную для использования и наиболее легко рассеивающуюся. Что касается Солнечной системы, то состоянием полного рассеяния энергии здесь было бы такое состояние, при котором она равномерно распределена в форме тепловой энергии. Этот процесс рассеяния часто называют «старением» Солнечной системы. Характерна ли эта тенденция к энергетическому выравниванию для всей Вселенной, пока неясно.

Сейчас Земля далека от состояния энергетического равновесия; она имеет большой запас потенциальной энергии, и температура ее разных областей различна, а различия эти поддерживаются постоянным притоком лучистой энергии Солнца. Однако все известные нам на Земле природные явления, связанные с

непрерывными превращениями энергии, представляют собой части общего процесса, *ведущего к* устойчивому энергетическому равновесию. Это можно сравнить с усилиями человека, вертящего ступальное колесо: «поднимаясь» по ступеням колеса, он никогда не достигает его «вершины», но его старания приводят к совершенно определенным результатам: колесо вертится. Итак, попав на Землю, лучистая энергия Солнца стремится превратиться в тепловую. Лишь очень небольшая часть световой энергии, поглощенной зелеными растениями, превращается в потенциальную энергию пищи, бо́льшая же ее часть превращается в тепло, покидающее затем и растение, и экосистему, и биосферу (рис. 3.1). Весь остальной живой мир получает необходимую потенциальную химическую энергию из органических веществ, созданных фотосинтезирующими растениями или хемосинтезирующими микроорганизмами. Животные, например, поглощают химическую потенциальную энергию пищи и бо́льшую ее часть переводят в тепло, а меньшую вновь переводят в химическую потенциальную энергию заново синтезируемой протоплазмы. На каждом этапе передачи энергии от одного организма к другому значительная часть ее рассеивается в виде тепла. Но не вся энтропия отрицательна. При понижении количества доступной энергии качество оставшейся энергии может значительно повыситься (см. разд. 5 настоящей главы).

Многие теоретики, например Бриллюэн (Brillouin, 1949), давно были обеспокоены тем фактом, что сохранение функциональной упорядоченности живых существ как бы опровергает второй закон термодинамики. Илья Пригожин (Prigogine, 1962), получивший Нобелевскую премию за работы по неравновесной термодинамике, разрешил это кажущееся противоречие, показав, что способность к самоорганизации и созданию новых структур может встречаться и встречается в системах, далеких от равновесия и обладающих хорошо развитыми «диссипативными структурами», откачивающими неупорядоченность (Nicolis, Prigogine, 1977). Дыхание высокоупорядоченной биомассы можно рассматривать как диссипативную структуру экосистемы.

Хотя энтропия в узком смысле этого слова связана с энергией, этот термин используется и в более широком смысле для обозначения деградации различных материалов. Так, недавно выплавленная сталь — это низкоэнтропийное состояние железа, а ржавеющий кузов автомобиля — высокоэнтропийное. Соответственно для «высокоэнтропийного» человеческого общества характерна деградация энергии, ржавеющая техника, лопающиеся водопроводные трубы и разрушаемая эрозией почва. (А не напоминает ли ваш город эту картину?) Постоянные восстановительные работы — неизбежная плата за цивилизацию с высоким расходом энергии.

Г. Одум (H. Odum, 1967), основываясь на концепциях А. Лотки (Lotka, 1925) и Э. Шредингера (Schrödinger, 1945), следующим образом связывает принципы термодинамики с экологией. В любой сложной системе реально существующего мира первостепенную важность имеет поддержание процессов, идущих против температурного градиента. Для поддержания внутренней упорядоченности в системе, находящейся при температуре выше абсолютного нуля, когда существует тепловое движение атомов и молекул, необходима постоянная работа по откачиванию «неупорядоченности». В экосистеме отношение общего дыхания сообщества к его суммарной биомассе (R/B) можно рассматривать как отношение затрат энергии на поддержание жизнедеятельности к энергии, заключенной в структуре, или как меру термодинамической упорядоченности. Это «соотношение Шредингера» служит мерой экологического оборота (это понятие введено в гл. 2, с. 74). Если выразить R и B в калориях (единицах энергии) и разделить их на абсолютную температуру, то отношение R/B становится отношением прироста энтропии (и соответствующей работы), связанного с поддержанием структуры, к энтропии упорядоченной части. Чем больше биомасса, тем больше затраты на поддержание; но если размер единиц, на которые поделена биомасса (отдельных организмов, например), достаточно велик (скажем, это большие деревья в лесу), то затраты на поддержание процессов, идущих против температурного градиента, в пересчете на структурную единицу биомассы будут ниже. Один из дискутируемых сейчас теоретических вопросов — стремится ли природа довести до максимума отношение «структурного» метаболизма к «поддерживающему», или же это относится к самому потоку энергии?

В табл. 3.1 дано определение основных единиц энергии и приводятся полезные коэффициенты пересчета и величины содержания энергии в различных веществах. Существуют два класса основных единиц: единицы потенциальной энергии безотносительно ко времени (*А*) и единицы мощности или интенсивности, в определение которых входит время (*Б*). При пересчетах единиц мощности фактор времени учитывается: так, 1 кВт·ч=860 ккал/ч. И разумеется, единицы раздела *А* при введении фактора времени становятся единицами мощности (например, Btu в час, день или год).

Таблица 3.1. Единицы энергии и некоторые округленные данные, полезные для эколога

А. Единицы потенциальной энергии

Калория (кал) — количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 см^3 воды на 1 °C при 15 °C.

Килокалория (ккал) — количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 л воды на 1 °C при 15 °C — 1000 кал.

Британская тепловая единица (Btu) — количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 фунта воды на 1 °F.

Джоуль (Дж) — энергия, необходимая для выполнения работы по подъему 1 кг на высоту 10 см=0,1 кгм.

Фут-фунт — энергия, необходимая для выполнения работы по подъему 1 фунта на высоту в 1 фут=0,138 кгм.

Б. Единицы мощности (энергия в единицу времени)

Ватт (Вт), стандартная международная единица мощности=1 Дж в секунду — 0,239 кал/с.

Киловатт-час (кВт·ч), стандартная единица электрической энергии = =1000 Вт·ч=3,6·10^9 Вт.

Лошадиная сила (л. с.)=0,7355 кВт.

В. Таблица пересчета энергетических единиц. Пересчитываемые единицы даны в левом столбце; те, в которые они пересчитываются, — в верхнем ряду таблицы

	Btu	ккал	фут-фунт	джоуль	л. с·ч	кВт·ч
Btu	—	0,25	778	1055	0,00039	0,00029
ккал	4	—	3090	4200	0,00156	0,0012
фут-фунт	0,0013	0,00032	—	1,4	$5{,}0\cdot10^{-7}$	$3{,}8\cdot10^{-7}$
джоуль	0,00095	0,00024	0,74	—	$3{,}7\cdot10^{-7}$	$2{,}8\cdot10^{-7}$
л. с.·ч	2500	640	$2\cdot10^{6}$	$2{,}7\cdot10^{6}$	—	0,75
кВт·ч	3400	860	$2{,}7\cdot10^{6}$	$3{,}6\cdot10^{6}$	1,3	—

Г. Справочные данные (средние или округленные величины)

Калорийность основных химических соединений пищи, ккал/г сухой массы: углеводы — 4, белки — 5, липиды — 9,2.

Биомасса[1]	ккал/г сухой массы	ккал/г обеззоленной сухой массы
Наземные растения (целиком)	4,5	4,6
Только семена	5,2	5,3
Водоросли	4,9	5,1
Беспозвоночные (кроме насекомых)	3,0	5,5
Насекомые	5,4	5,7
Позвоночные	5,6	6,3

Продукция фитопланктона: 1 г C=2,0+г сухой массы=10 ккал

Ежедневная потребность в пище (при благоприятной температуре)

Человек: 40 ккал/кг живой массы=0,04 ккал/г (около 3000 ккал в день для взрослого массой 70 кг)

Мелкая птица или млекопитающее: 1,0 ккал/г живой массы

Насекомое: 0,5 ккал/г живой массы

Продолжение

Газообмен—калорические коэффициенты при дыхании и фотосинтезе		
Содержание углеводов в сухой массе, затраченной на дыхание или синтезированной	Кислород, ккал/л	Двуокись углерода, ккал/л
100	5,0	5,0
66	4,9	5,5
33	4,8	6,0
0 (только жир)	4,7	6,7

Д. Энергетическое содержание горючих ископаемых (округлено)

1 г угля = 7,0 ккал = 28 Btu

1 фунт угля=3200 ккал=12,8·10^3 Btu

1 г бензина = 11,5 ккал = 46 Btu

1 галлон бензина=32 000 ккал=1,28·10^5 Btu

1 куб. фут природного газа=250 ккал=1000 Btu=1 терм

1 баррель сырой нефти (42 галлона) = 1,5·10^6 ккал = 5,8·10^6 Btu

1) Поскольку большинство живых организмов на $^2/_3$ или более состоит из воды и минеральных солей, 2 ккал/г живой (сырой) массы — очень грубая оценка для биомассы в целом.

Для описания «поведения» энергии в экосистемах подходит понятие «*поток энергии*», поскольку, как мы видели, в отличие от циклического движения веществ превращения энергии идут в одном направлении. В последующих разделах этой главы мы рассмотрим общий поток энергии, характеризующий среду экосистемы, а затем обратимся к изучению той части общего потока энергии, которая проходит через живые компоненты экосистемы. Затем мы рассмотрим качество энергии и основанную на энергии классификацию экосистем. При этом будет наглядно показано, что энергия — общий знаменатель всех систем, как природных, так и созданных человеком.

Подробности о связи теории термодинамики с биологией и экологией можно найти в работах Пригожина, Николи и Баблоянца (Prigogine, Nicolis, Babloyantz, 1972), Леповски (Lephowski, 1979), Уэсли (Wesley, 1974) и Г. Одума (H. Odum, 1971, гл. 2).

2. Энергетические характеристики среды

Определения

Организмы, живущие на земной поверхности или вблизи нее, подвергаются воздействию потока энергии, состоящего из солнечного излучения и длинноволнового теплового излучения от близлежащих тел. Оба эти фактора определяют климатические усло-

вия среды (температуру, скорость испарения воды, движения воздуха и воды), но лишь малая часть солнечного излучения используется в фотосинтезе, обеспечивающем энергией живые компоненты экосистемы. На биосферу из космоса падает солнечный свет с энергией 2 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$ (так называемая солнечная постоянная), но, проходя через атмосферу, он экспоненциально ослабляется; в ясный летний полдень до поверхности Земли может дойти не более 67% его энергии, т. е. 1,34 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$ (Gates, 1965). Проходя через облачный покров, воду и растительность, солнечный свет еще больше ослабляется, и в нем значительно изменяется распределение энергии по разным участкам спектра. Поступление солнечной энергии к автотрофному слою экосистемы за день обычно варьирует от 100 до 800 кал·см$^{-2}$, в среднем составляя около 300—400 кал·см$^{-2}$ (3000—4000 ккал·м$^{-2}$). Эти данные относятся к умеренной зоне, в том числе к США (Reifsnyder, Lull, 1965). Суточный поток тепловой энергии в экосистеме (или поток, полученный за сутки организмами, на которые падает солнечный свет) может быть в несколько раз больше или же значительно меньше притока солнечного излучения. Изменения общего потока излучения в разных ярусах экосистемы, а также его колебания в зависимости от сезона и местоположения экосистемы на земном шаре весьма значительны, и распределение отдельных организмов связано с этими изменениями.

Объяснения

На рис. 3.2 спектр солнечного излучения, не искаженного земной атмосферой, поступающего с постоянной скоростью 2 кал на 1 см^2 в 1 мин (±3,5%), сравнивается со спектрами 1) солнечного излучения, действительно достигающего уровня моря в ясный день, 2) света, прошедшего через сплошную облачность, и 3) света, прошедшего через растительный полог. Каждая кривая — это энергия, падающая на горизонтальную поверхность. В холмистых или гористых местностях южные склоны получают больше, а северные — значительно меньше солнечного излучения, чем получала бы горизонтальная поверхность; это обусловливает значительные различия в местных климатах (микроклиматах) и растительности.

Проходя через атмосферу, излучение экспоненциально ослабляется атмосферными газами и пылью. Степень этого ослабления зависит от длины волны (частоты) света. Ультрафиолетовое излучение с длиной волны менее 0,3 мкм почти не проходит через озоновый слой, имеющийся в атмосфере на высоте около 25 км, и это очень удачно, поскольку такое излучение летально для незащищенной протоплазмы. Излучение в оптической области

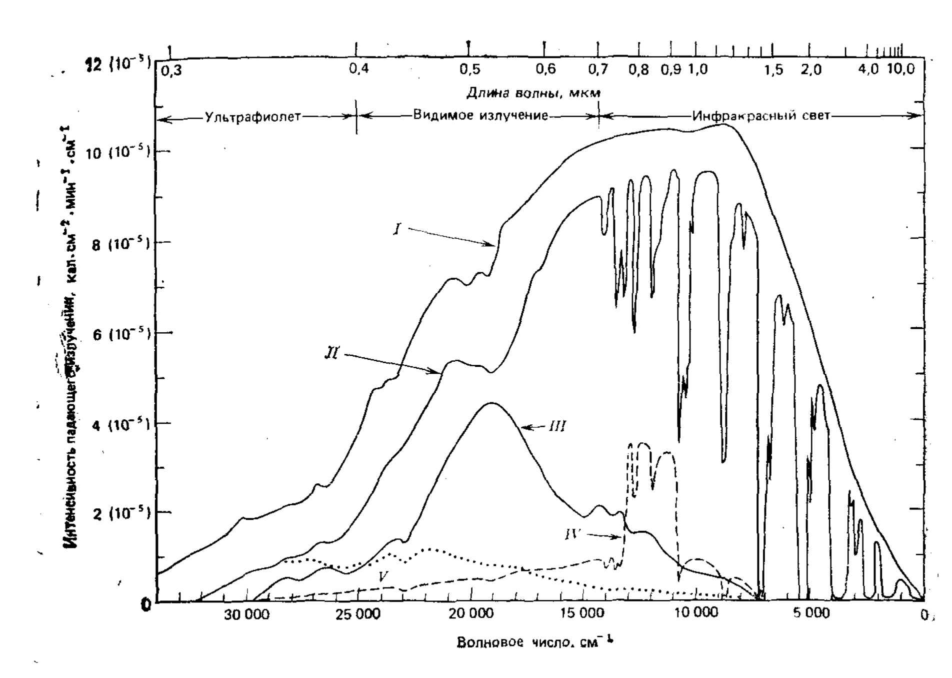


Рис. 3.2. Спектры не измененного атмосферой солнечного излучения (*I*; 2,00 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$), солнечного излучения на уровне моря в ясный день (*II*; 1,34 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$), солнечного света, прошедшего через сплошную облачность (*III*), солнечного света, прошедшего через полог растительности (*IV*), и света чистого голубого неба (*V*). (Gates, 1965.)

(видимый свет) ослабляется равномерно, а инфракрасное излучение поглощается в атмосфере неодинаково в зависимости от длины волны. Лучистая энергия, достигающая земной поверхности в ясный день, состоит примерно на 10% из ультрафиолетового излучения, на 45% — из видимого света и на 45% — из инфракрасного излучения (Reifsnyder, Lull, 1965). Меньше всего при прохождении через плотные облака и воду ослабляется видимый свет. Следовательно, фотосинтез (нуждающийся именно в видимом свете) может идти и в пасмурные дни, и под слоем чистой воды некоторой толщины. Растительность сильно поглощает синие и красные лучи, а также дальнее инфракрасное излучение; зеленый свет поглощается не так сильно, ближнее инфракрасное излучение — очень слабо. Так как зеленые лучи и ближнее инфракрасное излучение отражаются растительностью, эти области спектра используются при дистанционных измерениях и фотографировании с самолетов и спутников для выявления распреде-

ления растительности в природе, состояния сельскохозяйственных культур, для обнаружения заболевших растений и т. д.

Тенистая прохлада создается в лесу благодаря тому, что листва над головой поглощает много видимого и дальнего инфракрасного излучения. Синий и красный свет (0,4—0,5 и 0,6—0,7 мкм соответственно) поглощаются особенно сильно хлорофиллом, а энергия дальнего инфракрасного излучения — водой, содержащейся в листьях, и окружающими их водяными парами. Таким образом, зеленые растения эффективно поглощают синий и красный свет, наиболее важный для фотосинтеза. Как бы отбрасывая ближнее инфракрасное излучение, несущее основную часть солнечной тепловой энергии, листья наземных растений избегают опасного перегрева. Кроме того, листья охлаждаются за счет испарения, а водные растения, разумеется, охлаждаются водой. Свет как лимитирующий и контролирующий фактор рассматривается в гл. 5.

Другой энергетический компонент среды обитания — тепловое излучение. Оно исходит от всех поверхностей и тел, температура которых выше абсолютного нуля. Это не только почва, вода и растения, но и облака, излучающие вниз, на экосистемы, значительные количества тепловой энергии. Например, зимняя облачная ночь нередко оказывается теплее безоблачной. «Парниковый эффект» переизлучения и задержки тепла, о котором уже было упомянуто, будет рассмотрен в гл. 4 в связи с вопросом о влиянии CO_2 на климат. Потоки длинноволнового излучения, разумеется, распространяются беспрестанно и во всех направлениях, а солнечный компонент имеет четкую направленность и поступает только днем. Следовательно, количество тепловой энергии, получаемой со всех сторон за сутки летом животным на открытом пространстве или листом растения, может в несколько раз превышать направленное прямо вниз излучение Солнца [в случае, рассмотренном Гейтсом (Gates, 1963), это соответственно 1660 и 670 кал·см$^{-2}$]. Кроме того, тепловая энергия поглощается биомассой полнее, чем солнечное излучение. Большое экологическое значение имеют суточные колебания. В таких биотопах, как пустыни или высокогорные тундры, дневной поток энергии во много раз больше ночного, а в глубоководных зонах океана, в глубине тропического леса (и, конечно, в пещерах) общий поток излучения может на протяжении суток оставаться практически постоянным. Таким образом, масса воды и биомасса леса сглаживают колебания энергетических характеристик среды и этим делают условия менее стрессовыми для живого — еще один пример смягчения действия вредных факторов на уровне экосистемы (см. гл. 2, разд. 4).

Условия существования организмов определяются общим потоком излучения, но для продуктивности экосистемы и для кру-

говорота биогенных элементов в ней важнее всего суммарное прямое *солнечное излучение, попадающее на автотрофный ярус* экосистемы, т. е. солнечная энергия, получаемая зелеными растениями за недели, месяцы, за весь год. Этот приток первичной энергии приводит в действие все биологические системы. В табл. 3.2 указаны средние дневные количества солнечного излучения, получаемого пятью географическими областями США. Как явствует из сравнения влажного Юго-Востока с аридным Юго-Западом, количество излучения зависит, кроме широты местности и времени года, от облачного покрова. В диапазон от 100 до 800 кал·см$^{-2}$ в сутки, очевидно, уложатся почти все районы земного шара в любой сезон, кроме полярных и сухих тропических областей, где биологическая продуктивность все равно сильно ограничена жесткими условиями среды. Итак, большая часть биосферы получает ежедневно около 3000—4000 ккал·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ или 1,1—1,5 млн. ккал·м$^{-2}$ в год. Судьба этого годичного притока солнечного излучения показана в табл. 3.3, где приведены количества энергии (выраженные в процентах), рассеиваемой в основных процессах.

Особенно важна так называемая *чистая радиация* на поверх-

Таблица 3.2. Солнечное излучение на единицу горизонтальной поверхности в различных районах США. (По Reifsnyder, Lull, 1965.)

	Солнечное излучение в среднем за 1 сут, кал·см$^{-2}$				
	Северо-Восток	Юго-Восток	Средний Запад	Северо-Запад	Юго-Запад
Январь	125	200	200	150	275
Февраль	225	275	275	225	375
Март	300	350	375	350	500
Апрель	350	475	450	475	600
Май	450	550	525	550	675
Июнь	525	550	575	600	700
Июль	525	550	600	650	700
Август	450	500	525	550	600
Сентябрь	350	425	425	450	550
Октябрь	250	425	325	275	400
Ноябрь	125	250	225	175	300
Декабрь	125	200	175	125	250
Среднее, кал·см$^{-2}$ в сутки	317	388	390	381	494
Среднее, ккал·см$^{-2}$ в сутки (округлено)	3200	3900	3900	3800	4900
Рассчитанное значение, 10^6 ккал·м$^{-2}$ в год (округлено)	1,17	1,42	1,42	1,39	1,79

Таблица 3.3. Рассеяние энергии солнечного излучения (в % от годового поступления в биосферу). (По Hulbert, 1971.)

	%
Отражается	30
Прямо превращается в тепло	46
Испарение, осадки	23
Ветер, волны, течения	0,2
Фотосинтез	0,8

Энергия приливов — около 0,0017% солнечной энергии.
Тепло Земли — около 0,5% солнечной энергии.

ности Земли — «разность между суммарным потоком излучения сверху и суммарным потоком излучения снизу» (Gates, 1962). Между 40° северной и 40° южной широты годовая чистая радиация над океанами составляет 1 млн. ккал·м$^{-2}$ в год, а над континентами — 0,6 млн·ккал·м$^{-2}$ в год (Будыко, 1955). Это огромное количество энергии расходуется на испарение воды, образование тепловых потоков воздуха (два основных движимых солнечной энергией процесса, требующих больших затрат энергии) и в конце концов рассеивается в форме тепла в мировое пространство, так что Земля в целом может оставаться в состоянии приблизительного энергетического равновесия. Уже говорилось о том, что роль энергии, идущей на испарение воды в наземных и водных экосистемах, различна (см. с. 77). Мы также отмечали, что любой фактор, замедляющий выход этой энергии в космос, должен приводить к повышению температуры в биосфере.

Солнечный компонент излучения обычно измеряют *пиргелиометрами* или *соляриметрами*; в них используется термопара, спай двух металлов, который под действием световой энергии генерирует электрический ток, пропорциональный поступающей энергии. Инструменты для измерения общего потока энергии всех длин волн называются *радиометрами. Радиометр для измерения чистой радиации* имеет две поверхности (одна направлена вверх, другая — вниз) и записывает разность потоков энергии. Самолеты и спутники, снабженные сканирующими тепловыми датчиками, могут количественно определять тепло, поднимающееся от поверхности Земли. Изображения, полученные этим методом, показывают города в виде «тепловых островов», отмечают местоположение водоемов, участков с различными микроклиматами (например, северных и южных склонов) и выявляют многие другие важные энергетические особенности среды. Облачный покров служит менее значительной помехой при этом способе дистанционных измерений, чем при получении изображений в видимом диапазоне спектра.

Наконец, следует отметить, что нельзя путать единицы лучистой энергии, а именно кал·см$^{-2}$ (эта единица еще называется лэнгли) и ккал·м$^{-2}$, с единицами освещенности, фут-канделой (1 фут-кандела = 1 люмен на 1 фут^2) и люксом (1 люкс = 1 люмен·м$^{-2}$ ≈ 0,1 фут-кандела), которые относятся только к видимому спектру. Поступление лучистой энергии нельзя точно перевести в единицу освещенности, поскольку яркость разных участков спектра неодинакова, однако можно считать, что горизонтальная поверхность с освещенностью в 1 фут-канделу получает примерно 6700 кал·см$^{-2}$ лучистой энергии в 1 мин (Reifsnyder, Lull, 1965).

Судьба солнечной энергии, поступающей в биосферу, кратко рассмотрена в табл. 3.3. Хотя всего лишь около 1% энергии переходит в пищу и другую биомассу, те примерно 70%, которые преобразуются в тепло, уходят на испарение, осадки, ветер и т. д., не теряются зря, так как эта энергия поддерживает температуру и приводит в действие системы погоды и круговорот воды, необходимые для жизни на Земле (см. гл. 4 и 5). Энергия приливов и внутреннего тепла Земли в отдельных районах может быть полезной людям, однако глобальные доступные запасы этих видов энергии невелики. Глубокие недра Земли заключают очень много тепловой энергии (так называемая геотермальная энергия), но, чтобы извлечь ее в большинстве районов мира, потребовалось бы очень энергоемкое глубинное бурение.

Для эколога интересны прекрасные сводки Гейтса по энергетическим характеристикам нашей среды обитания (Gates, 1962, 1963, 1965, 1965a, 1971, 1980).

3. Концепция продуктивности

Определения

Первичная продуктивность экологической системы, сообщества или любой их части определяется как скорость, с которой лучистая энергия усваивается организмами-продуцентами (главным образом зелеными растениями) в процессе фотосинтеза и хемосинтеза, накапливаясь в форме органических веществ. В процессе производства органического вещества следует выделять четыре последовательных уровня, или ступени:

1. *Валовая первичная продуктивность* — это общая скорость фотосинтеза, включая те органические вещества, которые за вре-

мя измерений были израсходованы на дыхание. Эту величину называют также «валовым фотосинтезом» или «общей ассимиляцией».

2. *Чистая первичная продуктивность* — скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом того органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период. Эту величину называют также «наблюдаемым фотосинтезом» или «чистой ассимиляцией». На практике, чтобы оценить валовую продукцию, данные по дыханию складывают с данными, полученными при измерении «наблюдаемого» фотосинтеза.

3. *Чистая продуктивность сообщества* — скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами (т. е. чистая первичная продукция минус потребление гетеротрофами) за учетный период, обычно за вегетационный период или за год.

4. Наконец, скорость накопления энергии на уровнях консументов называют *вторичной продуктивностью*. Поскольку консументы лишь используют ранее созданные питательные вещества, часть из них расходуя на дыхание, а остальное превращая в собственные ткани, вторичную продуктивность не делят на «валовую» и «чистую». Общий поток энергии на гетеротрофном уровне, аналогичный валовой продукции в случае автотрофов, следует называть не «продукцией», а «ассимиляцией».

Во всех этих определениях термины «продуктивность» и выражение «скорость продуцирования» вполне взаимозаменяемы. Даже когда термин «продукция» используется для обозначения количества накопленного органического вещества, всегда подразумевается и элемент времени — например, говоря о продукции сельскохозяйственной культуры, мы подразумеваем урожай за год. Чтобы избежать путаницы, лучше всего указывать промежуток времени. В соответствии со вторым законом термодинамики (см. разд. 1) поток энергии с каждой ступенью уменьшается, так как при превращениях одной формы энергии в другую часть энергии теряется в виде тепла.

Высокие скорости продуцирования наблюдаются в естественных и искусственных экосистемах там, где физические факторы благоприятны, и особенно при поступлении дополнительной энергии извне, уменьшающем собственные затраты на поддержание жизнедеятельности (см. на рис. 2.2 на входе экосистемы блок «Другая энергия»). Такая дополнительная энергия может поступать в разной форме: в тропическом дождевом лесу — в форме работы ветра и дождя, в эстуарии — в форме энергии прилива, на возделываемом поле — в форме энергии ископаемого топлива и работы, совершаемой человеком или животными. Оценивая продуктивность экосистемы, необходимо учитывать как *утечки энергии*, связанные со сбором урожая, загрязнением среды, неблагоприятными климатическими условиями и другими типами стрессовых воздействий, способствующих отведению энергии от процесса продукции, так и *поступления энергии*, которые увеличивают продуктивность, компенсируя потери тепла при дыхании (при «откачивании неупорядоченности», см. выше разд. 1), необходимые для поддержания биологической структуры.

Объяснения

Ключевое слово в приведенных выше определениях — *скорость*. Всегда необходимо учитывать элемент времени, т. е. речь должна идти о количестве энергии, фиксированной за определенное время. Таким образом, биологическая продуктивность отличается от «выхода» в химии или промышленности. В двух последних случаях процесс заканчивается появлением определенного количества того или иного продукта, но в биологических сообществах процесс непрерывен во времени, так что обязательно надо относить продукцию к выбранной единице времени (например, говорить о количестве пищи, произведенном за день или за год). В общем продуктивность экосистемы говорит о ее «богатстве». В богатом, или продуктивном, сообществе может быть больше организмов, чем в менее продуктивном, но иногда это бывает и не так, если организмы в продуктивном сообществе быстрее изымаются или «оборачиваются». Так, на богатом пастбище, выедаемом скотом, урожай травы на корню, очевидно, будет гораздо меньше, чем на менее продуктивном пастбище, на которое в период измерений не выгоняли скот. *Наличную биомассу или урожай на корню за данное время нельзя путать с продуктивностью.* Студенты, изучающие экологию, часто путают эти две величины. Первичную продуктивность системы или продукцию компонента популяции обычно нельзя определить простым подсчетом и взвешиванием (т. е. «переписью») имеющихся организмов, хотя по данным об урожае на корню можно получить верные оценки чистой первичной продуктивности, если размеры организмов велики и живое вещество некоторое время накапливается, не расходуясь (пример — сельскохозяйственные культуры).

Табл. 3.4 и 3.5 позволяют уяснить различные способы исчисления продукции, важное различие между валовой и чистой первичной продукцией и связь разных типов продукции с поступлением солнечной энергии. Заметим, что поглощается лишь около половины всей лучистой энергии (в основном в видимой области спектра) и, что самое большее, около 5% ее (10% поглощенной энергии) может в самых благоприятных условиях превратиться в продукт фотосинтеза. Затем значительная часть (не менее 20%, а обычно около 50%) этой потенциальной пищи гетеротрофов расходуется на дыхание растений.

Таблица 3.4. Соотношение между поступлением солнечной энергии и первичной продуктивностью

А. Использование в процентах

Этапы преобразования энергии	1 Общая лучистая энергия Солнца	2 Поглощено на автотрофном уровне	3 Валовая первичная продукция	4 Чистая первичная продукция, доступная гетеротрофам
Максимум	100	50	5	4
Среднее в благоприятных условиях	100	50	1	0,5
Среднее для биосферы	100	<50	0,2	0,1

Б. Эффективность в процентах

Этапы	Максимум	Среднее в благоприятных условиях	Среднее для всей биосферы
1—2	50	50	<50
1—3	5	1	0,2
2—3	10	2	0,4
3—4	80	50	50
1—4	4	0,5	0,1

В. В ккал·м$^{-2}$ в год (округленные цифры)

Лучистая энергия		Валовая первичная продукция	Чистая первичная продукция
1 000 000	Максимум	50 000	40 000
	Среднее для плодородных областей [1]	10 000	5000
	Открытые океаны и полуаридные области [2]	1000	500
	Среднее для биосферы [3]	2000	1000

[1] Влага, элементы питания и температура строго не лимитируют; поступление вспомогательной энергии (см. текст).

[2] Влага, элементы питания или температура являются лимитирующими факторами.

[3] Основано на оценках для общей продуктивности — 10^{18} ккал и для площади всей биосферы — $5 \cdot 10^{8}$ км^2 (см. табл. 3.7).

Таблица 3.5. Пути переноса и трансформации энергии валовой продукции в экосистеме возделываемой сои (*Glycine max*): теоретический годовой баланс. (Из Gorden, 1969; упрощено.)

Поток энергии	Используемая доля валовой продукции, %	Остающаяся доля валовой продукции, %
1. Дыхание растения	25	
Теоретическая чистая первичная продукция		75
2. Симбиотический микроорганизм (азотфиксирующие бактерии и микоризные грибы) [1]	5	
Чистая первичная продукция с учетом расходов на нужды полезных симбионтов		70
3. Корневые нематоды, растительноядные насекомые и патогены	5[2]	
Чистая продукция сообщества с учетом минимального первичного потребления «вредителями»		65
4. Бобы, собираемые человеком (экспорт из экосистемы)	32	
Стебли, листья и корни, оставляемые в поле		33
5. Органическое вещество, разложенное в почве и подстилке	33	
Годовой прирост		0

[1] Грибы-мутуалисты, способствующие поглощению элементов питания корнями (см. т. 2, с. 116).

[2] Небольшой процент, возможный только при вводе вспомогательной энергии со стороны человека (ископаемое топливо, работа человека и(или) животных при возделывании сои, применение пестицидов).

В табл. 3.5 приведены обобщенные данные по «долговременным» переносам энергии, т. е. за год или за еще больший промежуток времени. В самое продуктивное время вегетационного периода, особенно в длинные летние дни на Севере, в валовую продукцию может превращаться целых 10% общего дневного поступления солнечной энергии и за сутки до 75—80% валовой продукции может перейти в чистую первичную продукцию. Но даже в самых благоприятных условиях столь высокая дневная продуктивность не может сохраняться весь год, и невозможно получать такие высокие урожаи на больших сельскохозяйственных площадях, что ясно из сравнения с годовыми урожаями, действительно получаемыми в США и других странах мира (см. табл. 3.8).

Концепция энергетической субсидии. Высокая продуктивность и высокое отношение чистого урожая к валовому поддерживаются ценой больших вложений энергии, затрачиваемой на обработку

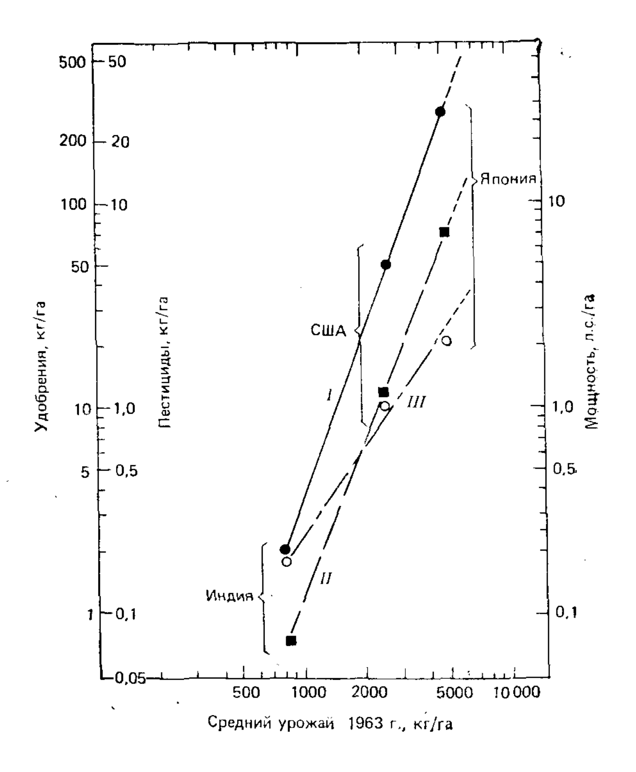


Рис. 3.3. Зависимость урожая пищевых культур (в кг сухой массы на га) от применения удобрений (*I*), пестицидов (*II*) и затраты мощностей в л. с. (*III*) при выращивании и сборе урожая. Значения регрессии основаны на данных, полученных для трех стран — США, Индии и Японии. Обратите внимание, что для удвоения урожая пищи требуются десятикратное увеличение количества удобрений, пестицидов и затраты мощности (животных или машин). (По данным книги «Мировая продовольственная проблема», подготовленной Комиссией по мировым запасам продовольствия, Научный консультативный комитет при президенте, Белый дом, 1967; т. III, с. 141, 143 и 180).

земли, орошение, удобрение, селекцию, борьбу с вредными насекомыми (см. гл. 2, разд. 7). В горючем, которое расходуется сельскохозяйственными машинами, заключено не меньше энергии, чем в солнечных лучах, падающих на поля, и можно рассчитать, сколько калорий или лошадиных сил нужно превратить в тепло, чтобы вырастить урожай.

В США вклад энергии топлива в сельское хозяйство увеличился с 1900 по 1970-е годы в 10 раз, примерно с 1 до 10 калорий на каждую калорию полученной пищи (Steinhart, Steinhart, 1974). Общая взаимосвязь между поступлениями удобрений, пестицидов и механической энергии показана на рис. 3.3: для удвоения уро-

жая надо повысить все эти поступления приблизительно еще в 10 раз. Другой способ увеличения урожаев — селекция на повышенное отношение съедобных частей растений к волокну. Например, за XX век отношение сухой массы зерна к массе соломы у пшеницы и риса увеличилось с 50 до почти 80%.

Одним из первых экологов, отметивших жизненно важную связь между поступлением энергии, селекцией и сельскохозяйственной продуктивностью, был Г. Т. Одум. В 1967 г. он писал так (Odum, 1967):

«Своим успехом в приспособлении некоторых природных систем к собственным нуждам человек в основном обязан включением в растительные и животные системы дополнительных рабочих цепей, в которых расходуется энергия таких богатых источников, как ископаемое горючее и расщепляющиеся материалы. Сельское и лесное хозяйство, животноводство, разведение водорослей в культуре и т. п. требуют огромных потоков дополнительной энергии, которая выполняет немалую часть работы, в естественных условиях производящейся за счет самой системы. Естественно, что при появлении этой дополнительной поддержки виды, входящие в естественную систему, оказываются неприспособленными к новой ситуации; поскольку их генетическая программа заставляет их по-прежнему выполнять всю работу, никакого выигрыша не получается. Но виды, не приспособленные к «самообслуживанию», в таких условиях получают преимущество, и им благоприятствует как искусственный, так и естественный отбор. Далеко зашедшее одомашнивание превращает организмы в «живые машины для производства органики»; таковы куры-несушки и молочные коровы, которые с трудом могут стоять. Работа этих организмов по самоподдержанию заменяется работой новых механизмов — энергия для них и управление ими находятся в руках человека. На самом деле при интенсивном ведении сельского хозяйства бóльшая часть энергии для производства картофеля, мяса и хлеба берется не от Солнца, а из ископаемого топлива».

Всякий источник энергии, уменьшающий затраты на самоподдержание экосистемы и увеличивающий ту долю энергии, которая может перейти в продукцию, называется *вспомогательным потоком энергии*, или *энергетической субсидией*.

При высоких температурах (и как следствие трудности поддержания тока воды через растение) растение обычно тратит больше энергии валовой продукции на дыхание. Иначе говоря, в жарком климате поддержание структуры обходится растению дороже, хотя C_4-растения (см. гл. 2, разд. 5) выработали в эволюции способ фотосинтеза, частично обходящий ограничения, накладываемые жарким и сухим климатом. Общая связь между валовой и чистой продукцией в зависимости от географической широты показана на рис. 3.4. Хотя этот график относится к естественной растительности, тенденция к снижению отношения P_N/P_G в тропиках по сравнению с умеренными зонами имеется и у таких сельскохозяйственных C_3-растений, как рис (Best, 1962).

Естественные сообщества, получающие добавочную энергию от природных ее источников, дают наибольшую валовую продуктивность. О роли приливов в прибрежной зоне эстуариев упоми-

налось ранее. Марш, получающий в виде приливных или других потоков воды оптимальную энергетическую субсидию (которая замещает часть энергии, затраченной на дыхание и другие функции, поддерживающие целостность системы, в результате чего эта энергия идет на перенос минеральных веществ и перемещение пищи и отходов), характеризуется примерно такой же валовой продуктивностью, как интенсивно возделываемое кукурузное поле в Айове. Другой пример естественной энергетической субсидии — сложное взаимодействие ветра, дождя и испарения в тропическом дождевом лесу, которое позволяет листьям наилучшим образом использовать щедрый приток солнечной энергии.

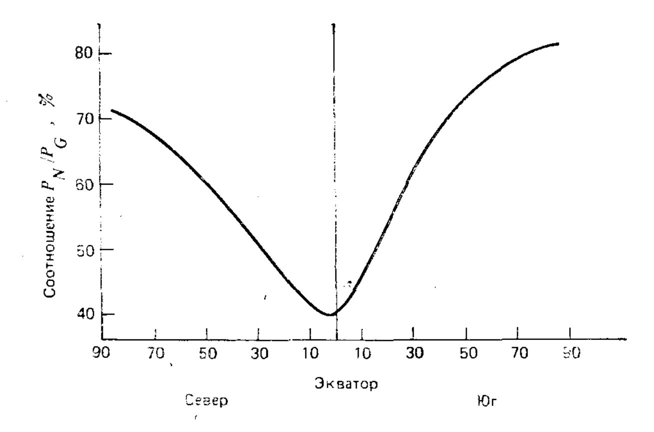


Рис. 3.4. Доля валовой первичной продукции природной растительности, переходящая в чистую первичную продукцию, варьирует с широтой местности от менее 50% в экваториальных районах до 60—70% в высоких широтах. (По данным Box, 1978.)

Как правило, по валовой продуктивности культурные экосистемы не превосходят некоторые природные. Конечно, человек увеличивает продуктивность, доставляя воду и питательные вещества туда, где они служат лимитирующими факторами (например, в пустынях и граслендах). Но больше всего человек увеличивает чистую первичную продукцию и чистую продукцию, направляя в сообщество дополнительную энергию и уменьшая тем самым расход продукции на автотрофном и гетеротрофном уровнях (и увеличивая тем самым урожай на потребу себе самому). «Зеленая революция» была вызвана выведением путем селекции новых сортов сельскохозяйственных культур с высоким отношением пищи к волокну, приспособленных к тому, чтобы хорошо реагировать на массивные субсидии в форме энергии, орошения и удобрений. Без этих поступлений «чудесный рис» и другие новые сорта дают урожай ниже, чем традиционные сорта, не требующие таких субсидий. Наивны те, кто полагает, будто мы можем поднять сельскохозяйственное производство в развивающихся странах, просто послав туда семена и несколько «сельскохозяйственных советников». По мере уменьшения доступности и увеличения стоимости горючих ископаемых становится все труднее обеспечивать агроэкосистемы дополнительной энергией. Пока что зеленая революция принесла больше пользы богатым странам, чем бедным. Боувондер (Bouvonder, 1979), проанализировав воздействие зеленой революции на положение в Индии, пришел к следующему выводу: «Зеленая революция сделала бедных фермеров еще беднее, и правительству придется принять какие-то меры по исправлению ее отрицательных социально-экономических последствий».

Рассматривая общую концепцию энергетических субсидий, надо сделать еще одно замечание. Фактор, который при одних условиях среды или при одном уровне поступлений увеличивает продуктивность, при других условиях среды или другом уровне поступлений может способствовать утечкам энергии, уменьшая продуктивность. Слишком много хорошего так же вредит системе, как и слишком мало. Так, усиленная эвапотранспирация в сухом климате может приводить к перерасходу энергии, а во влажном дает дополнительную энергию (H. Odum, Pigeon, 1970). Экосистемы проточных вод, например ручей в Флориде, данные по которому включены в табл. 3.6, обычно более продуктивны, чем экосистемы стоячих вод, но не в том случае, если поток воды слишком разрушителен или нерегулярен. Ровная смена приливов и отливов на соленых маршах, в зарослях манграми эстуариях или на коралловых рифах весьма способствует высокой продуктивности этих сообществ, но на северных скалистых побережьях, страдающих зимой от льда, а летом от жары, приливно-отливные течения могут отнимать много энергии у сообщества. Заболоченные леса вдоль рек, регулярно заливаемые в течение периода покоя в конце зимы и в начале весны, имеют гораздо большую продуктивность, чем леса, залитые постоянно или заливаемые надолго во время вегетативного периода (E. Odum, 1978).

В сельском хозяйстве вспашка почвы на Севере благоприятна, но на Юге она приводит к быстрому выщелачиванию биогенных элементов и потере органического вещества, что может сильно повредить будущим урожаям. Тенденция к «беспахотному» земледелию, уже упоминавшаяся в гл. 2, разд. 7, может уменьшить такие потери. Наконец, и некоторые типы загрязнений, например обработанные сточные воды, могут в зависимости от объема и периодичности сброса оказаться либо благоприятным фактором, либо источником стресса. Если обработанные сточные воды попа-

дают в экосистему с постоянной умеренной скоростью, то они могут способствовать повышению продуктивности, однако массивный их сброс через нерегулярные промежутки времени может почти полностью уничтожить систему как биологическую единицу.

Концепция градиента от субсидии до стресса иллюстрируется рис. 3.5. Если нарушение на входе вредно, то реакция экосистемы должна быть отрицательной. Но если на вход поступают полезные вещества или энергия, то продуктивность (или другие меры эффективности) может увеличиться: такую экосистему мы и будем называть субсидируемой экосистемой. При увеличении поступления субсидий способность системы их усваивать может достичь предела; как показывает графическая модель, эффективность после этого снизится. Хорошая иллюстрация соотношений между величиной субсидий и стрессовым воздействием — реакция урожая кукурузы на повышенное внесение азотных удобрений (рис. 3.5, *Б*).

В табл. 3.6 приведены примеры различных экосистем — от используемых человеком быстро растущих до зрелых, находящихся в стационарных состояниях. Расположив их именно в таком порядке, легко заметить некоторые важные закономерности в соотношении валовой первичной продукции (GPP), чистой первичной продукции (NPP) и чистой продукции сообщества (NCP). Системы с быстрым ростом, или «цветущие» (т. е. такие, в которых на короткое время развивается высокая продукция), например поле люцерны, обычно характеризуются высокой чистой первичной продукцией, и если они защищены от консументов, то и высокой чистой продукцией сообщества. Уменьшение гетеротрофного дыхания может быть либо результатом действия развившихся в процессе эволюции механизмов самозащиты (таких, как природные системные инсектициды или целлюлозные структуры у растений), либо следствием поступления энергии извне. В сообществах, находящихся в стационарном состоянии, валовая первичная продукция обычно полностью расходуется на автотрофное (R_A) и гетеротрофное (R_H) дыхание, так что к концу годового цикла чистая продукция сообщества очень невелика или же ее совсем не остается. Кроме того, для поддержания сообществ с большой биомассой или «урожаями на корню» типа дождевого леса необходим большой объем автотрофного дыхания, поэтому в таких сообществах отношение NPP/GPP мало (табл. 3.6). На самом деле в таких экосистемах, как лес, при измерениях трудно разделить автотрофное и гетеротрофное дыхание. Так, потребление кислорода или выделение CO_2 стволом большого дерева или его корневой системой примерно поровну складывается из дыхания ассоциированных с деревом микроорганизмов (многие из которых полезны для дерева) и дыхания его живых тканей.

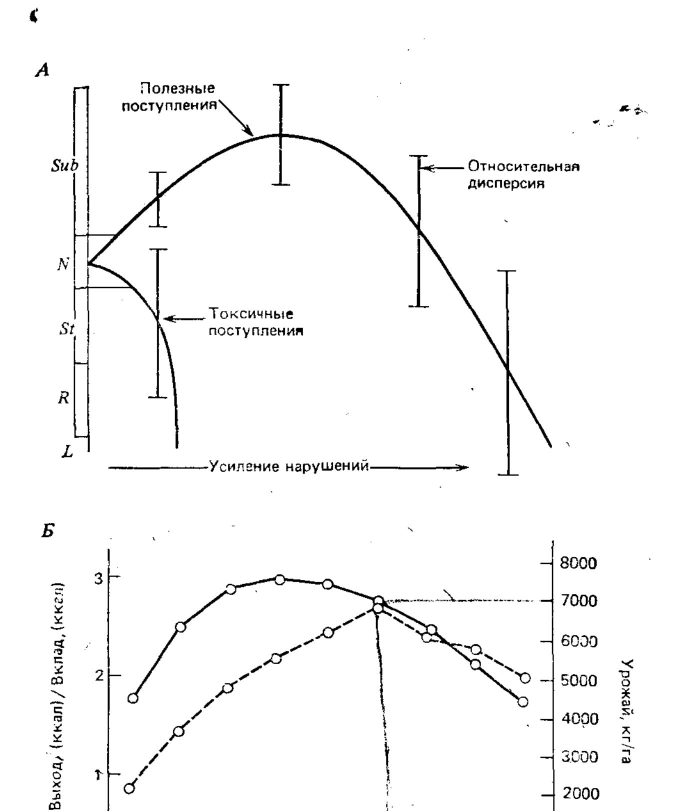


Рис. 3.5. Кривые субсидии и стресса. *А*. Обобщенная кривая, показывающая, как увеличенное поступление энергии или вещества может вывести систему из диапазона обычного функционирования (*N*). Если система может использовать этот излишек, то ее основные функции, например продуктивность, при умеренных уровнях повышения притока могут усилиться (эффект субсидии — *Sub*), но при дальнейшем увеличении притока эти функции начинают подавляться (эффект стресса — *St*). Если поступают ядовитые вещества, функции подавляются и высока вероятность того, что сообщество заменится другим, более толерантным, или экосистема вообще погибнет. *R* — замещение, *L* — гибель. *Б*. Эффекты субсидии и стресса от увеличения внесения азотных удобрений под кукурузу (при неизменном количестве фосфорных удобрений). Сплошная линия — кривая эффективности, т. е. выход килокалорий с урожаем на единицу их притока. Штриховая линия — кривая урожая в кг/га. Обратите внимание, что кривая эффективности дает пик при меньшем количестве удобрений, чем кривая урожая. (Pimentel et al., 1973; по данным Munson, Doll, 1959.)

Таблица 3.6. Годовая продукция и дыхание (в ккал·м$^{-2}$ в год) в развивающихся и устойчивых экосистемах

	Поле люцерны (США)[1]	Молодые посадки сосен (Англия)[2]	Дубово-сосновый лес среднего возраста (Нью-Йорк)[3]	Большой ручей (Силвер-Спрингс, Флорида)[4]	Спелый дождевой лес (Пуэрто-Рико)[5]	Прибрежный пролив (Лонг-Айленд, шт. Нью-Йорк)[6]
Валовая первичная продукция (GPP)	24 400	12 200	11 500	20 800	45 000	5 700
Автотрофное дыхание	9 200	4 700	6 400	12 000	32 000	3 200
Чистая первичная продукция (NPP)	15 200	7 500	5 000	8 800	13 000	2 500
Гетеротрофное дыхание (R_H)	800	4 600	3 000	6 800	13 000	2 500
Чистая продукция сообщества	14 400	2 900	2 000	2 000	Очень мала или отсутствует	
Отношение NPP/GPP	62,3	61,5	43,5	42,3	28,9	43,8
Отношение NCP/GPP	59,0	23,8	17,4	9,6	0	0

[1] По Thomas, Hill, 1949. Гетеротрофное дыхание оценивается как 5%-ная потеря из-за насекомых и паразитов.

[2] По Ovington, 1961. Средняя годовая продукция, 0—50 лет, посадка одного вида. Оценка GPP сделана по измерениям потерь на дыхание у молодых сосен (Tranquillini, 1959). Часть NCP собирается (выводится из системы) человеком при лесозаготовках.

[3] По Woodwell, Whittaker, 1968. Естественное возобновление после пожара 45-летней давности; лесозаготовки не ведутся.

[4] По H. Odum, 1957.

[5] По H. Odum, Pigeon, 1970.

[6] По Riley, 1956.

Примечание: Коэффициент пересчета сухого вещества и углерода в килокалории по табл. 3.1. Все цифры округлены до 100 ккал.

Поэтому оценки автотрофного дыхания, а следовательно, и чистой первичной продукции, полученные вычитанием R_A из GPP, для наземных сообществ, перечисленных в табл. 3.6, являются лишь грубым приближением и имеют больше теоретическую, нежели практическую ценность. Это необходимо особенно подчеркнуть, так как во многих обзорных работах по первичной продукции (Whittaker, Likens, 1973; Lieth, Whittaker, 1975; Reichle et al., 1975), в которых сравнивается чистая первичная продукция самых разных сообществ — от водных с низкой биомассой и зерновых культур до лесов с высокой биомассой, — на самом деле речь идет о чистой продукции сообщества (т. е. сухой массе накопившегося в сообществе органического вещества).

Нельзя забывать различия в поведении энергии и материи: материя циркулирует в системе, а энергия — нет. Азот, фосфор, углерод, вода и различные другие вещества, входящие в состав живого, циркулируют через систему изменчивым и сложным образом. Энергия же, однажды использованная каким-либо организмом, превращается в тепло и утрачивается для экосистемы. Так, например, существует цикл азота (азот может много раз циркулировать в системе живых и неживых тел), но не существует цикла энергии. Энергия может накапливаться, сберегаться (т. е. преобразовываться в более эффективные формы) и передаваться из одной части системы в другую (см. гл. 2, разд. 6), но она не может быть снова пущена в дело, как вода и минеральные вещества. Живые замкнутые термодинамические системы невозможны. Каждый живой компонент, будь это организм или экосистема, должен получать от своей среды на входе постоянный приток энергии. Представляется, что многие из нас, в том числе политические деятели и те, кто должен принимать важные решения, часто находятся в блаженном неведении относительно этой истины.

Распределение первичной продукции. Вертикальное распределение первичной продукции и ее отношение к биомассе показано на рис. 3.6. Здесь сравниваются лес (рис. 3.6, *А*), для которого время оборота (отношение биомассы к продуктивности) измеряется в годах, и море, для которого время оборота измеряется днями. Даже если в лесу «продуцентами» считать только зеленые листья, масса которых составляет всего 1—5% всей биомассы, и сравнивать с фитопланктоном только их, то время замещения продуцентов в лесу все же больше. В более плодородных прибрежных водах первичная продукция приурочена к верхнему слою воды толщиной около 30 м, а в более чистых, но бедных водах открытого моря зона первичной продукции может простираться вниз на 100 м и ниже. Вот почему прибрежные воды кажутся темно-зелеными, а океанские — синими. Во всех водах пик фотосинтеза приходится на слой воды, лежащий непосредственно под поверхностным слоем, так как циркулирующий в воде фитопланктон адаптирован к сумеречному освещению и яркий солнечный свет тормозит процессы его жизнедеятельности. В лесу, где фотосинтезирующие единицы (листья) неподвижны, листья на вершинах деревьев адаптированы к солнечному свету, а листья подлеска — к тени (см. рис. 3.8).

Интересна история попыток оценить скорость синтеза органических веществ, т. е. первичную продуктивность глобальных природных систем, использующих солнечную энергию. В 1862 г. Юстус Либих, основоположник агрохимии и физиологии питания растений, дал оценку продукции сухой биомассы всей земной суши, основываясь на единственном показателе — продуктивности

Заказ № 1383

БИОМАССА, г·м⁻²

ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ, г·м⁻² в год

Деревья 6403 — 796

Кустарники 158 — Над грунтом 61

Травы 2 — 2

КОРНИ

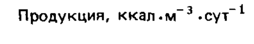
Травы 1 — 4

Кустарники 305 — 73

Деревья 3325 — Под землей 260

ИТОГО 10194 — 1196

А



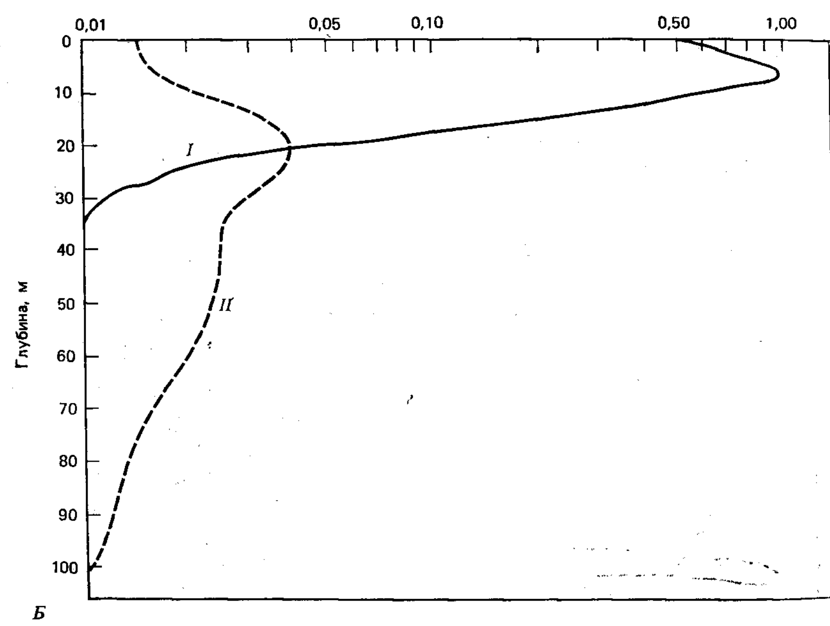


Рис. 3.6. Сравнение вертикального распределения первичной продукции и биомассы в лесу (*А*) и в море (*Б*). Заметен резкий контраст между быстрым оборотом в море (отношение *B/P* на этом графике составляет 2—4 сут) и медленным оборотом в лесу (отношение *B/P* — 9 лет). *I* — прибрежные воды (продукция $P=11$ ккал·м⁻²·сут⁻¹; биомасса $B=40$ ккал·м⁻²); *II* — открытый океан (продукция $P=1$ ккал·м⁻²·сут⁻¹; биомасса $B=2$ ккал·м⁻²). (*А* — по данным Whittaker, Woodwell, 1969, для молодого дубово-соснового леса; *Б* — по данным Currie, 1958, для северо-восточной части Атлантического океана.)

зеленого луга. Любопытно, что его оценка — около 10^{11} т/год — весьма близка к оценке, полученной Лайетом и Уиттэкером для материковых районов, — $118 \cdot 10^9$ т/год (см. «Primary Productivity of the Biosphere», Lieth, Whittaker, 1975). Их показатель основан на измерениях продуктивности многих типов растительности; использовались также модели, компьютерное картирование и другие современные методы. Вместе с тем оценка Г. Райли (Riley,

Таблица 3.7. Оценки валовой первичной продукции (за год) всей биосферы и распределение этой продукции между основными экосистемами

Экосистема	Площадь, 10^6 км²	Валовая первичная продуктивность, ккал·м⁻² в год	Общая валовая продуктивность, 10^{16} ккал в год
Морские [1]			
Открытый океан	326,0	1 000	32,6
Прибрежные воды	34,0	2 000	6,8
Районы апвеллинга	0,4	6 000	0,2
Эстуарии и рифы	2,0	20 000	4,0
Промежуточный итог	362,4	—	43,6
Наземные [2]			
Пустыни и тундры	40,0	200	0,8
Луга и пастбища	42,0	2 500	10,5
Сухие леса	9,4	2 500	2,4
Бореальные хвойные леса	10,0	3 000	3,0
Возделываемые земли (без энергетических субсидий или с небольшими субсидиями)	10,0	3 000	3,0
Влажные леса умеренной зоны	4,9	8 000	3,9
Механизированное (субсидируемое горючим) сельское хозяйство	4,0	12 000	4,8
Влажные тропические и субтропические (широколиственные вечнозеленые) леса	14,7	20 000	29,0
Промежуточный итог	135,0	—	57,4
Итог и среднее (колонка 2) для биосферы (без учета ледниковых шапок), округленные цифры	500,0	2 000	100,0

1) Продуктивность моря получена умножением чистой продукции углерода по оценкам Райтера (Ryther, 1969) на 10 (чтобы перейти к килокалориям), последующего умножения на 2 для получения валовой продукции и прибавления к ней оценки продукции эстуариев (не рассчитанной Райтером).

2) Цифры продуктивности наземных экосистем основаны на полученных Лайетом и Уиттэкером оценках чистой продукции. Чтобы получить валовую продуктивность, эти оценки удвоены для систем с низкой биомассой и утроены для систем с большой биомассой (и интенсивным дыханием). Данные по тропическим лесам увеличены в соответствии с результатами последних исследований; данные по индустриализированному (субсидируемому горючим) сельскому хозяйству Европы, Северной Америки и Японии в таблице приведены отдельно от данных по доиндустриальному сельскому хозяйству, характерному для большой доли возделываемых площадей мира.

1944) продуктивности океана, основанная только на измерениях, проведенных в плодородных прибрежных водах, оказалась завышенной. Лишь в 1960-х годах, после введения метода с применением углерода-14, было обнаружено, что большая часть открытого океана крайне малопродуктивна. Поскольку площадь океана примерно в 2,5 раза больше площади суши, разумно было предположить (что и сделал Райли), что морские экосистемы фиксируют больше суммарной солнечной энергии, чем наземные

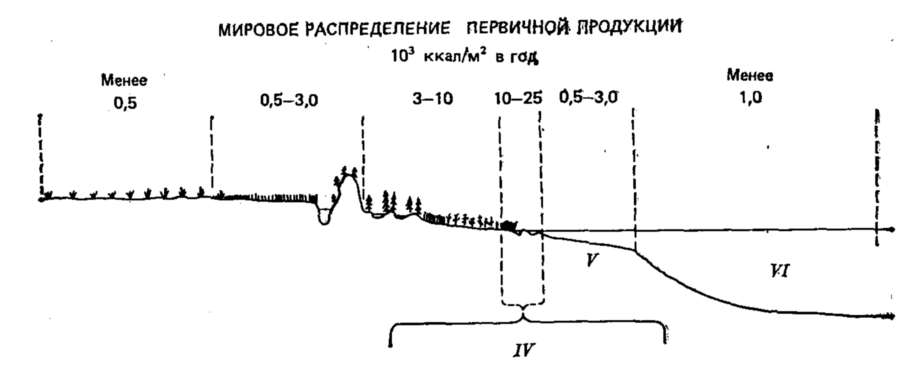


Рис. 3.7. Мировое распределение первичной продукции экосистем основных типов, выраженное в годовой валовой продукции (в тысячах ккал на 1 м²). Лишь сравнительно небольшая часть биосферы является плодородной в естественных условиях (E. Odum, 1963).
I — пустыни; *II* — луга и пастбища, степи, глубокие озера, горные леса, некоторые сельскохозяйственные угодья; *III* — влажные леса и вторичные сообщества, мелководные озера, влажные луга и пастбищные угодья и большая часть агроэкосистем; *IV* — некоторые эстуарии, источники, коралловые рифы, наземные сообщества на аллювиальных равнинах, агроэкосистемы при введении дополнительной энергии; *V* — воды континентального шельфа; *VI* — океаническая область.

системы. На самом деле суша, видимо, дает больше продукции, чем море (возможно, даже в 2 раза).

В табл. 3.7 даются сдержанные оценки валовой первичной продукции основных типов экосистем, оценки площадей, занятых каждым типом, и общей валовой продуктивности суши и моря. Судя по оценкам средних величин для больших площадей, *продуктивность варьирует примерно на два порядка (в 100 раз), от 200 до 20 000 ккал·м⁻²·год⁻¹, а общая валовая продукция Земли имеет порядок 10^{18} ккал·год⁻¹*. Общее распределение мировой продуктивности показано на рис. 3.7.

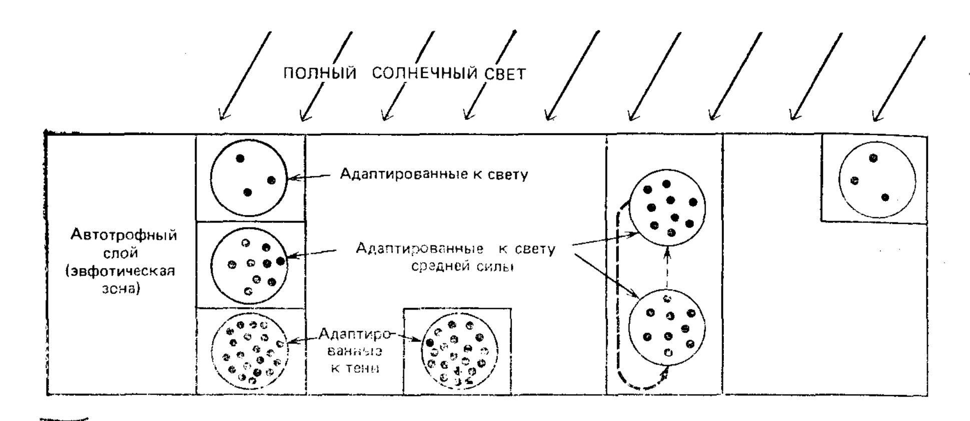
Очень обширные пространства Земли попадают в категорию низкопродуктивных из-за таких ограничивающих факторов, как вода (в пустынях и грасслендах) или биогенные элементы (в от-

крытом океане). Плодородные от природы области, получающие естественные энергетические субсидии, встречаются главным образом в дельтах рек, эстуариях, прибрежных зонах апвеллинга и в районах, хорошо «перепаханных» ледником, а также на лессовых (перенесенных ветром) или вулканических почвах — там, где осадки достаточно обильны. На суше отмечается общая корреляция между величиной эвапотранспирации (и в меньшей степени количеством осадков) и продуктивностью, в озерах и океанах — обратная корреляция между глубиной и продуктивностью.

На отдельных особенно благоприятных участках экосистем каждого типа продукция может быть вдвое (а то и в несколько раз) выше средних величин, указанных в табл. 3.6. За верхний предел валовой продукции фотосинтеза для практических расчетов следует принять величину 50 000 ккал·м⁻²·год⁻¹. Человеку придется подгонять свои нужды под этот предел, пока не удастся убедительно доказать, что усвоение солнечной энергии путем фотосинтеза можно сильно повысить, не подвергая при этом опасности равновесия других, более важных ресурсов жизненного круговорота. Годовая продукция большинства сельскохозяйственных культур невелика, поскольку однолетние зерновые продуктивны лишь на протяжении нескольких месяцев (менее полугода). Получение двойных урожаев за счет выращивания таких культур, которые дают продукцию в течение всего года, может приблизить валовую продуктивность к уровню лучших природных сообществ. Вспомним, что чистая первичная продукция составляет около половины валовой продуктивности и что урожай зерновых, доступный человеку, не превышает одной трети валовой продуктивности.

Хлорофилл и первичная продукция. Гесснер (Gessner, 1949) отметил, что содержание хлорофилла на единицу площади примерно одинаково в разных сообществах. Эта закономерность показывает, что в целых сообществах распределение зеленого пигмента более равномерно, чем в отдельных растениях или их частях. По своим свойствам целое не только отличается от составляющих его частей, но это целое невозможно понять, зная свойства лишь одних частей. В интактных сообществах различные растения — молодые и старые, освещенные и затененные — интегрированы в единое целое и вместе с тем каждое из них приспособлено, насколько позволяют местные лимитирующие факторы, к поступающей солнечной энергии, которая, конечно, пропорциональна площади поверхности.

На рис. 3.8 представлена графическая модель, подготовленная Г. Одумом, Мак-Коннелом и Эбботом (H. Odum, McConnell, Abbott, 1958); она показывает количество хлорофилла на 1 м², которое характерно для четырех типов экосистем, охватывающих весь существующий в природе диапазон. Точки на диаграмме



Тип сообщества	Стратифицированные	Затененные	Смешанные	Ярко освещенные
Примеры	Леса; стратифицированные луга и поля	Зимние подводные или пещерные сообщества; лабораторные культуры при низкой освещенности	Фитопланктон в озерах и океанах	Редкая растительность; подушки водорослей на скалах; всходы сельскохозяйственных культур; лабораторные культуры при высокой освещенности (боковое освещение)
Хлорофилл, г/м²	0,4–3,0	0,001–0,5	0,02–1,0	0,01–0,60
Ассимиляционное число: Количество O_2, г/ч / Количество хлорофилла, г	0,4–4,0	0,1–1,0	1–10	8–40

Рис. 3.8. Ожидаемое количество хлорофилла на 1 м² для четырех типов сообществ. Отношение количества хлорофилла в расчете на единицу площади к интенсивности фотосинтеза также характеризуется отношением количества хлорофилла к количеству выделяемого кислорода. (E. Odum, 1963; по H. Odum, McConnell, Abbott, 1958.)

указывают относительную концентрацию хлорофилла на клетку (или на биомассу). Связь общего содержания хлорофилла с интенсивностью фотосинтеза характеризуется так называемым *ассимиляционным числом*, или продуктивностью на 1 г хлорофилла, выраженной числом граммов O_2 в 1 ч на 1 г хлорофилла (нижний ряд цифр под диаграммой на рис. 3.8).

Растения или части растений, адаптированные к слабому свету, содержат больше хлорофилла, чем растения или части растений, адаптированные к яркому свету. Эта особенность позволяет

им улавливать и использовать максимум скудных фотонов. Соответственно в затененных системах высок коэффициент использования света, но выход фотосинтеза и ассимиляционное число малы. Культуры водорослей, выращиваемые в лаборатории при слабом свете, часто адаптируются к нему. Высокая эффективность таких культур иногда неверно экстраполировалась и к условиям яркого освещения. Эту ошибку делали биологи, воодушевленные заманчивой перспективой прокормить человечество с помощью массового разведения водорослей. Однако, когда поток света увеличивают, намереваясь получить хороший урожай, эффективность фотосинтеза падает, как и у всех других растений.

Общее содержание хлорофилла выше в расчлененных на ярусы сообществах, например в лесах, и обычно оно выше на суше, чем в воде. В каждой адаптированной к свету системе хлорофилл автотрофной зоны приспосабливается к имеющемуся количеству биогенных элементов и другим лимитирующим факторам. Следовательно, зная ассимиляционное число и интенсивность падающего света, можно по концентрации хлорофилла (определенной на спектрофотометре после экстрагирования пигментов) оценить валовую продукцию. Например, Райтер и Йентш (Ryther, Yentsch, 1957) обнаружили, что при насыщающей интенсивности света морской фитопланктон имеет довольно постоянное ассимиляционное число — на 1 г хлорофилла в 1 ч ассимилируется 3,7 г углерода. Рассчитанные на основе этой цифры и данных по содержанию хлорофилла и интенсивности света величины продуктивности оказались очень близкими к величинам, одновременно определенным другими методами. Со времени своего появления хлорофилловый метод стал широко использоваться для оценки первичной продукции моря и других крупных водоемов.

Использование первичной продукции человеком. Первичная продукция в виде продуктов питания для человека охарактеризована в табл. 3.8 и 3.9. В табл. 3.8 урожаи и рассчитанная чистая первичная продукция (P_N) основных пищевых культур в развитых и развивающихся странах сравниваются со среднемировыми данными. Так как содержание воды в разных пищевых продуктах различно, лучше всего сравнивать их по калорийности урожая (вторая колонка в табл. 3.8). Развитой страной считают такую, в которой валовой национальный продукт (ВНП) на душу населения оценивается более чем в 1000 долл. Примерно 30% всего человечества живет в таких странах, для которых характерна также низкая скорость прироста населения (около 1% в год или менее). Около 65% человечества живет в развивающихся странах, где ВНП на душу населения оценивается менее чем в 300, а обычно менее чем в 100 долл.; скорость прироста населения в таких странах велика (более 2% в год). Для развивающихся стран характерна низкая продукция в пересчете на гектар, так

как отсутствие средств не позволяет им вкладывать в сельское хозяйство энергетические субсидии, необходимые для получения высоких урожаев. Эти две массы человечества резко разделены — распределение дохода на душу населения и продукции пищи на единицу площади бимодально. Лишь около 5% человечества живет в странах, которые можно было бы назвать «среднеразвитыми».

Средний мировой сбор зерновых культур гораздо ближе к нижнему, чем к верхнему возможному пределу (табл. 3.8), и в развивающихся странах урожаи растут медленнее, чем численность населения; в результате с каждым годом увеличивается число стран, которые вынуждены ввозить продукты питания. Например, в 1980 г. только Северная Америка и Австралия имели большие излишки продуктов питания для экспорта. В последнее десятилетие урожайность всех культур во всех странах, перечисленных в табл. 3.8, и среднемировые значения урожайности выросли в среднем примерно на 25%, но разрыв между развитыми и развивающимися странами не уменьшился. Для хлебных злаков этот разрыв составлял 1630 $кг \cdot га^{-1}$ в 1969 г. и 1740 $кг \cdot га^{-1}$ в 1977 г. (U. N. Production Yearbook, v. 31). За тот же период пахотные площади во всем мире выросли примерно на 15%, но в Европе, США и Японии они сократились. В отчаянной попытке превысить уровень, позволяющий лишь кое-как прокормить население, развивающиеся страны в равной мере увеличили и площадь возделываемых земель и урожайность, увеличив тем самым и количество получаемых продуктов питания. Если такая тенденция будет продолжаться, то в сельскохозяйственное производство будет вовлекаться все больше малопригодной для него земли; расходы на это вовлечение и риск деградации окружающей среды при этом будут увеличиваться. Кроме того, население развивающихся стран страдает не столько от недостатка калорий, сколько от недостатка белков. При одинаковых условиях калорийность урожая высокобелковой культуры, например сои, будет ниже, чем калорийность урожая культуры, богатой углеводами, например сахарного тростника или сахарной свеклы (сравните средние данные по этим культурам в табл. 3.8; заметьте также, что урожай картофеля выше урожая зерновых, но в картофеле содержится меньше белка).

В табл. 3.9, *А* приведена более обобщенная модель продукции пищи на трех существующих сейчас уровнях и на теоретически возможном уровне, которого, видимо, можно достичь на культурах водорослей или на гидропонике (выращивании растений без почвы в теплицах), что требует огромных затрат вспомогательной энергии и финансов. В 1980 г. население Земли составляло 4,3 млрд. человек; каждому требуется ежегодно около 1 млн. ккал, т. е. для поддержания «человеческой биомассы» нужно

Таблица 3.8. Ежегодный урожай (по данным 1977 г.) пищи и оценки чистой первичной продукции (P_N) основных пищевых культур с разным содержанием белка при трех уровнях энергетического субсидирования [1]

	Урожай[2] $кг \cdot га^{-1}$	Калорийность[3], $ккал \cdot м^{-2}$	Оценка P_N[4] $ккал \cdot м^{-2}$
Пшеница (около 12% белка)			
1. Нидерланды	5 200	1 715	5 150
2. Индия	1 400	460	1 380
3. Среднее по всему миру	1 700	560	1 680
Кукуруза (около 10% белка)			
1. США	5 700	2 000	6 000
2. Индия	1 100	385	1 150
3. Среднее по всему миру	2 950	1 030	3 090
Рис (около 10% белка)			
1. Япония	6 200	2 230	6 690
2. Бразилия	1 450	520	1 560
3. Среднее по всему миру	2 600	950	2 850
Картофель (около 2% белка)			
1. США	*29 250*	*2 650*	*5 300*
2. Индия	11 500	1 050	2 100
3. Среднее по всему миру	14 000	1 250	2 500
Бататы (около 2% белка)			
1. Япония	19 500	1 750	3 500
2. Индонезия	7 800	700	1 400
3. Среднее по всему миру	9 650	875	1 750
Соевые бобы (около 30% белка)			
1. Канада	2 550	1 025	3 075
2. Индонезия	1 300	525	1 575
3. Среднее по всему миру	1 550	620	1 860
Сахар (менее 1% белка)			
1. Гавайские острова (тростниковый)	18 362	6 740	67 400
1а. Нидерланды (свекловичный)	6 950	2 570	25 700
2. Куба (тростниковый)	4 920	1 820	18 200
3. Среднее по всему миру (тростниковый и свекловичный вместе)	4 140	1 435	14 350

[1] *1* — субсидируемое горючим индустриальное сельское хозяйство (США, Канада, Европа, Япония); *2* — не субсидируемое или почти не субсидируемое горючим сельское хозяйство (развивающиеся страны); *3* — средние данные по всему миру.

[2] Данные из Production Yearbook, 1977, ФАО, ООН.

[3] Рассчитано исходя из следующей калорийности собранного урожая ($ккал \cdot г^{-1}$): пшеница — 3,3, кукуруза — 3,5, рис — 3,6, соевые бобы — 4,0, картофель и бататы — 0,9, сахар-сырец — 3,7 (см. USDA, Handbook, № 8).

[4] При расчете данные для съедобных частей (колонка 2) зерновых и сои умножены на 3, картофеля и бататов — на 2 и сахарных культур — на 10.

$4,3 \cdot 10^{15}$ ккал энергии пищи. Вычислено, что в мире ежегодно собирается $6,7 \cdot 10^{15}$ ккал пищи (см. табл. 3.9, *Б*), но из-за плохо налаженного распределения, потерь и низкого качества части урожая этого оказывается недостаточно. Происхождение источников пищевой энергии показано в табл. 3.9, *Б*. Лишь около 1% пище-

вых продуктов поступает из моря, причем в основном по уже упомянутым причинам (малый размер и быстрый оборот морских растений не позволяют накопить биомассы, достаточной для сбора) — это животная пища. Наземное сельское хозяйство дает примерно в 4 раза больше растительной, чем животной пищи. Вся собираемая пища составляет примерно 1% чистой или 0,5% общей первичной продукции биосферы. Но мало учесть потребление пищи самим человеком. Надо еще учесть и пищу, поглощаемую, например, огромными популяциями сельскохозяйственных животных (коров, свиней, лошадей, птицы, овец), непосредственно потребляющих в основном первичную продукцию, причем не только с сельскохозяйственных угодий, но и с невозделываемых земель — степей и лесов. Мировой «урожай на корню» домашнего скота потребляет примерно в 5 раз больше пищи (в пересчете на эквивалентную пищу), чем все человечество. Для обозначения количества животной биомассы, потребляющей столько же пищи, сколько средний человек, Боргстром использует термин «эквивалент популяции домашнего скота» (Borgstrom, 1965, 1979). Отношение численности домашнего скота к численности населения варьирует от 43 к 1 в Новой Зеландии до 0,6 к 1 в Японии (где мясо домашних животных в рационе в основном заменено рыбой), а в среднем по всему миру составляет 4,7 (Borgstrom, 1979). Итак, можно сказать, что общая экология ландшафта, не говоря уже о культуре и экономике, в Новой Зеландии определяется овцами, а в Японии — рыбой. В обширных районах США экология ландшафта и культура определяются крупным рогатым скотом и отважным ковбоем.

Человек использует первичную продукцию не только как пищу, но и в виде волокна (например, хлопок) или в качестве топлива. Для более чем половины человечества древесина служит основным видом топлива, идущего для приготовления пищи, обогревания и освещения жилища. В наименее развитых странах деревья сжигаются гораздо быстрее, чем они могут расти, так что леса превращаются в кустарники, а затем в пустыни.

Экхольм (Echholm, 1975) удачно назвал нехватку древесины для топлива «вторым энергетическим кризисом» (первый, разумеется, — это нефтяной). Он отмечает, что в Танзании и Гамбии (Африка) на топливо идет около 1,5 т древесины в год на душу населения, и этим топливом пользуются 99% населения.

В последнее время в Северной Америке и других регионах с большой биомассой растительности возрастает интерес к использованию биомассы лесов и возделываемых земель на топливо, чтобы частично или полностью заменить исчезающие запасы нефти. При этом возможны следующие варианты: 1) выращивание быстрорастущих деревьев (сосен, платанов, тополей и др.) с последующей сплошной вырубкой и посадкой каждые 10 лет или

Таблица 3.9. Урожай (продукция) пищи для человека

А. Съедобная часть чистой первичной продукции на единицу площади

Уровень сельского хозяйства	Сухое вещество, кг·га$^{-1}$ в год	Поток энергии, ккал·м$^{-2}$ в год
Собирательство	0,4—20	0,2—10
Сельское хозяйство без энергетических (топливных) затрат	50—2000	25—1000
Сельское хозяйство, основанное на зерновых культурах, со значительными энергетическими затратами	2000—20 000	1000—10 000
Теоретически возможный максимум в культуре водорослей или других организмов при энергетических затратах	20 000—80 000	10 000—40 000

Б. Доля урожая растительной и животной пищи для человека, получаемая с суши и из моря [1]

	Всего, млн. т	Доля от суммы, %	Растительная, %	Животная, %
Океан	73	2	0,1	99,1
Суша	3300	98	78	22
Всего	$3373 = 6746 \cdot 10^{12}$ ккал [2]			

[1] Основано на Статистическом ежегоднике ООН за 1978 г., округленные средние данные за три года — 1975—1977.

[2] Сырая масса в 10^6 т пересчитана в триллионы килокалорий путем умножения на 2, так как 10^6 т $= 10^{12}$ г, а 1 г влажной массы $= 2$ ккал (см. табл. 3.1).

чаще (так называемые «топливные леса»); 2) использование веток и других частей деревьев, не идущих на деловую древесину или бумагу и оставляемых сейчас гнить в лесу; 3) уменьшение потребностей в бумажной массе путем использования макулатуры и направление высвободившейся древесины на отопление и выработку электроэнергии; 4) использование остатков сельскохозяйственных растений и отходов животноводства (навоза) для производства метана или спирта; 5) выращивание таких культур, как сахарный тростник и кукуруза, специально для производства спирта, который используется как горючее для двигателей внутреннего сгорания.

Очевидно, что все эти методы могут ненадолго смягчить нехватку топлива, однако все они, кроме третьего, страдают от одного недостатка: их использование ухудшает качество почв, а конкуренция между производством пищи и топлива за пригодные земли ухудшит и без того критическое положение с продо-

вольствием в мире. Агроном Г. Дженни (Jenny, 1980) подчеркивает, что органические отходы, остающиеся после сбора урожая или вырубки леса в количестве около одной трети от всей биомассы (см. табл. 3.5), крайне важны для поддержания плодородия и водоудерживающей способности почвы. Он ссылается на европейские исследования, показавшие, что удаление лесной подстилки и остатков сельскохозяйственных культур после жатвы приводит к утрате структуры почвы и сокращению урожаев; усиленное применение минеральных удобрений может в какой-то степени повысить урожаи, но не восстановит структуру почвы. Таким образом, Дженни возражает против тотальной переработки биомассы и органических отходов в горючее, так как в длительной перспективе «гумусный капитал» для нас ценнее горючего, тем более что существуют другие источники горючего, но нет других источников гумуса.

Переработка высококачественных пищевых продуктов, например кукурузы, на спиртовое горючее с точки зрения экологии неразумна. Исследования последнего десятилетия (Weisz, Marshall, 1979; Chambers et al., 1979; Hopkinson, Day, 1980) показали, что на производство спирта уходит столько же высококачественной энергии, сколько заключено в получаемом спирте, или даже больше, поэтому чистый выход энергии невелик или вовсе отсутствует (см. разд. 6 этой главы). По оценке Брауна (Brown, 1980), для того чтобы вырастить зерно, горючего из которого хватит среднему американскому автомобилю на год, потребуется около 3,2 га; такой участок может прокормить 10—20 человек. «Газохол» (смесь бензина со спиртом для заправки автомобилей) продается главным образом в «зерновом поясе» США, так как там имеются излишки зерна, которое не могут съесть ни люди, ни скот и которое нельзя продать на мировом рынке (голодным не на что покупать). Вряд ли такая ситуация продержится долго.

С холистической, перспективной, точки зрения использование первичной продукции в качестве топлива может сэкономить лишь малую долю современных расходов нефти, поскольку мировая продукция биомассы составляет лишь около 1% общей энергии солнечного излучения.

«Биологическое» горючее, получаемое из культур, специально выращиваемых для этой цели, или из материалов, считающихся либо отходами, либо не идущих в пищу (как уже было сказано, лесная подстилка и мульча на полях — это не «отходы», они выполняют жизненно важную функцию, сохраняя упорядоченность экосистемы, несмотря на утечку энергии), может, по-видимому, дополнять другие источники энергии там, где леса продуктивны, пригодные для сельского хозяйства земли имеются в избытке, а плотность населения невелика. Но излишний энтузиазм по отношению к этой форме использования энергии солнечного излучения в индустриальных странах может лишь довести их до того же печального состояния, в котором находятся сейчас развивающиеся страны.

Влияние, оказываемое человеком на биосферу, можно рассматривать и с другой точки зрения. Сейчас плотность населения составляет примерно 1 человек на 3,25 га суши (т. е. $4{,}3\cdot10^9$ человек на $14{,}0\cdot10^9$ га суши). Если учесть и домашних животных, то получим 1 эквивалент популяции примерно на 0,65 га (т. е. $21{,}5\cdot10^9$ эквивалентов популяции на $14{,}0\cdot10^9$ га суши); иными словами, на каждого человека и домашнее животное размером с человека приходится менее 0,8 га. Если в следующем веке население удвоится и если мы по-прежнему хотим употреблять в пищу и всячески использовать животных, то на все нужды (вода, кислород, минералы, естественные волокна, «биологическое» горючее, жизненное пространство и пища) каждого консумента массой 50 кг придется всего 0,3 га. И это без учета домашних животных, которых держат просто для забавы, и диких зверей — а ведь они так украшают нашу жизнь!

За последнее десятилетие комиссии специалистов, назначенных Комитетом научных советников президента (КНСП) и Национальной академией наук США, дважды рассматривали «мировую проблему продовольствия и питания». Результаты первого обследования, проведенного КНСП, были опубликованы в 1967 г. (в 3 томах), а второго (НАН США) — в 1977 г. (в 6 томах). Эти отчеты (см. также Barr, 1981) пришли к «осторожно-оптимистичному» выводу, что глобального голода можно избежать, если в США и других странах мира будут приняты определенные меры уже сейчас, а именно к концу этого века следует удвоить производство пищи, улучшить использование и распределение продовольствия и резко сократить рождаемость. Известные и уважаемые специалисты — Гаррисон Браун (Brown, 1975, 1978), Пол Эрлих (Ehrlich, 1977) и Джордж Боргстром (Borgstrom, 1979) — менее оптимистичны, считая, что эти сложные задачи невозможно решить так скоро. Все они сходятся на том мнении, что основными препятствиями в этом служат политические разногласия и замкнутость экономики отдельных стран. Большинство специалистов по сельскохозяйственной экологии считают, что слишком большое значение придается монокультуре однолетних растений. И экология, и простой здравый смысл требуют подумать об увеличении разнообразия сельскохозяйственных культур, совмещенных посевах двух или нескольких культур, ограничении вспашки (чтобы по возможности не нарушать структуру почвы) и использовании многолетних видов. Более подробно с вопросами, касающимися связи энергии с производством пищи, можно ознакомиться в работах Дж. Блэка (J. Black, 1971) и Пиментела и др. (Pimentel et al., 1973, 1975, 1976).

4. Пищевые цепи, пищевые сети и трофические уровни

Определения

Перенос энергии пищи от ее источника—автотрофов (растений)—через ряд организмов, происходящий путем поедания одних организмов другими, называется *пищевой цепью.* При каждом очередном переносе большая часть (80—90%) потенциальной энергии теряется, переходя в тепло. Поэтому, чем короче пищевая цепь (чем ближе организм к ее началу), тем больше количество энергии, доступной для популяции. Пищевые цепи можно разделить на два основных типа: *пастбищная цепь,* которая начинается с зеленого растения и идет далее к пасущимся растительноядным животным (т. е. к организмам, поедающим живые растительные клетки или ткани) и к хищникам (организмам, поедающим животных), и *детритная цепь,* которая от мертвого органического вещества идет к микроорганизмам, а затем к детритофагам и к их хищникам. Пищевые цепи не изолированы одна от другой, а тесно переплетаются друг с другом, образуя так называемые пищевые сети. В сложных природных сообществах организмы, получающие свою энергию от Солнца через одинаковое число ступеней, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. Так, зеленые растения занимают первый трофический уровень (уровень продуцентов), травоядные—второй (уровень первичных консументов), первичные хищники, поедающие травоядных,—третий (уровень вторичных консументов), а вторичные хищники—четвертый (уровень третичных консументов). *Эта трофическая классификация относится к функциям, а не к видам как таковым.* Популяция данного вида может занимать один или несколько трофических уровней, смотря по тому, какие источники энергии она использует. Поток энергии через трофический уровень равен общей ассимиляции (A) на этом уровне, которая в свою очередь равна продукции (P) биомассы плюс дыхание (R).

Объяснения

Пищевые цепи в какой-то степени знакомы каждому из нас: человек съедает крупную рыбу, а она ест мелких рыб, поедающих зоопланктон, который питается фитопланктоном, улавливающим солнечную энергию, или же человек может употреблять в пищу мясо коров, которые едят траву, улавливающую солнечную энергию; он может использовать и гораздо более короткую пищевую цепь, питаясь зерновыми культурами, которые улавливают солнечную энергию. В последнем случае человек является первичным консументом на втором трофическом уровне. В пищевой

цепи трава—коровы—человек он является вторичным консументом на третьем трофическом уровне. Но чаще человек является одновременно и первичным, и вторичным консументом, так как в его диету обычно входит смесь растительной и животной пищи. Таким образом, поток энергии разделяется между двумя или несколькими трофическими уровнями в пропорции, соответствующей долям растительной и животной пищи в диете.

Мало кто из неспециалистов знает, что при каждом переносе пищи часть потенциальной энергии теряется. Прежде всего, растение фиксирует лишь малую долю поступающей энергии солнечного излучения. Поэтому число консументов (например, людей), которые могут прожить при данном выходе первичной продукции, сильно зависит от длины пищевой цепи; переход к каждому следующему звену в нашей традиционной сельскохозяйственной пищевой цепи уменьшает доступную энергию примерно на порядок величины (т. е. в 10 раз). Поэтому если в рационе увеличивается содержание мяса, то уменьшается число людей, которых можно прокормить. Если окажется, что на основе имеющейся первичной

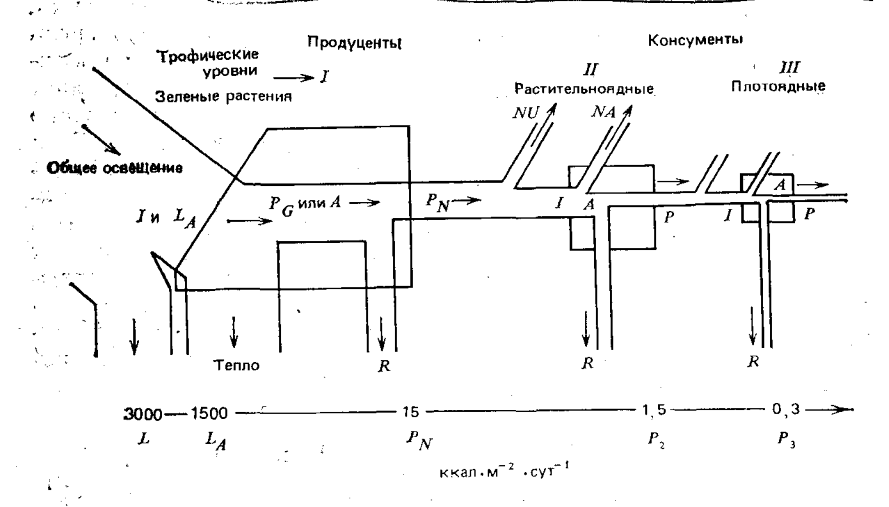


Рис. 3.9. Упрощенная схема потока энергии, показывающая три трофически уровня (I, II и III) в линейной пищевой цепи (E. Odum, 1963.)

Последовательные потоки энергии принято обозначать следующим об разом: I — общее поступление энергии; L_A — свет, поглощаемый растител ным покровом; P_G — валовая первичная продукция; A — общая ассимил ция; P_N — чистая первичная продукция; P — вторичная продукция (консу ментов); NU — неиспользуемая (накапливаемая или «экспортируемая» энергия; NA — неассимилированная консументами (выделенная с экскр ментами) энергия; R — дыхание. Цифры внизу — порядок величины потер энергии при каждом переносе, начиная с поступления солнечного излуч ния в количестве 3000 ккал·$м^{-2}$·$сут^{-1}$.

продукции придется кормить очень много новых «ртов», то нужно вовсе отказаться от мяса или резко снизить его потребление.

Принципы организации пищевых цепей и действия двух законов термодинамики можно уяснить, рассмотрев схемы переноса энергии на рис. 3.9—3.11. На этих схемах четырехугольники («резервуары») изображают трофические уровни, а линии («трубы») — потоки энергии от каждого уровня или к нему. Как требует первый закон термодинамики, приток энергии уравновешивается ее оттоком, и каждый перенос энергии сопровождается ее рассеиванием в форме недоступной для использования тепловой энергии (при дыхании), как того требует второй закон.

На рис. 3.9 представлена сильно упрощенная схема потоков энергии на трех трофических уровнях. Здесь вводятся принятые в литературе обозначения разных потоков и показано, что на каждом последующем уровне поток энергии сильно уменьшается независимо от того, рассматриваем ли мы общий поток (I и A) или компоненты P и R. Показан и «двойной метаболизм» продуцентов (т. е. валовая и чистая продукция) и то, что на первом трофическом уровне поглощается около 50% падающего света, а превращается в энергию пищи всего 1% поглощенной энергии (ср. с табл. 3.4). Вторичная продуктивность (P_2 и P_3) на каждом последующем трофическом уровне консументов составляет около 10% предыдущей, хотя на уровне хищников, как показано на рис. 3.9, эффективность может быть выше, скажем 20%. Если питательная ценность источника энергии велика (например, продукт фотосинтеза, извлекаемый или выделяемый прямо из растительных тканей), то эффективность переноса энергии может быть гораздо выше. Но, поскольку и растения, и животные производят немало трудно перевариваемого органического вещества (целлюлоза, лигнин, хитин), а также химические ингибиторы, препятствующие поеданию возможными консументами, средняя эффективность переноса энергии между трофическими уровнями в целом составляет 20% и менее.

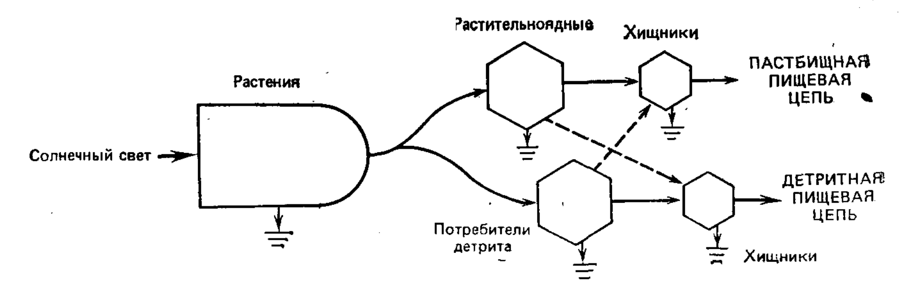


Рис. 3.10. Y-образная модель потока энергии, показывающая связь между пастбищной и детритной пищевыми цепями.

На рис. 3.10 пастбищные и детритные пищевые цепи показаны в виде Y-образной, или двухканальной, диаграммы потоков энергии. Эта модель более реалистична, чем простая одноканальная схема, поскольку 1) она соответствует основной ярусной структуре экосистем, 2) прямое потребление живых растений и использование мертвого органического вещества обычно разделены в пространстве и времени и 3) макроконсументы (фаготрофные животные) и микроконсументы (сапрофитные бактерии и грибы) сильно различаются отношениями интенсивности обмена к размерам организма и для их изучения требуются разные методы.

Величины тех частей энергии чистой продукции, которые текут по двум путям, различны в экосистемах разного типа и часто варьируют по сезонам или по годам в одной и той же экосистеме. На некоторых мелководьях (например, в проливе Лонг-Айленд, изученном Райли, Riley, 1956) и на интенсивно используемых пастбищах и в степях по пастбищной цепи может идти 50 и более процентов чистой продукции. Напротив, марши, океаны, леса, да и большинство природных экосистем, функционируют как детритные системы; в них 90 и более процентов автотрофной продукции потребляется гетеротрофами только после того, как листья, стебли и другие части растений отмирают, подвергаются «переработке», превращаясь в диспергированное или растворенное органическое вещество, поступающее в воду, донные осадки и почву. Как подчеркивалось в гл. 2, такое отсроченное потребление увеличивает структурную сложность, а также накопительную и буферную емкость экосистем.

Во всех экосистемах пастбищная и детритная пищевые цепи взаимосвязаны, так что в ответ на энергетические воздействия извне в системе может быстро происходить переключение потоков. Не вся пища, съеденная пасущимися животными, усваивается: часть ее (непереваренные остатки в фекалиях, например) уходит в детритную цепь. Степень влияния травоядных животных на сообщество зависит не только от количества ассимилированной ими энергии пищи, но и от скорости изъятия живых растений. Морской зоопланктон обычно выедает больше фитопланктона, чем может ассимилировать, а излишек выводится в детритную пищевую цепь. Как указано в разделе, посвященном первичной продуктивности, прямое изъятие травоядными животными или человеком более 30—50% годового прироста наземной растительности уменьшает способность экосистемы сопротивляться стрессу.

Разнообразные природные механизмы, сдерживающие или уменьшающие выедание растений, столь же достойны восхищения, сколь поразительна непредусмотрительность и неспособность человека в прошлом регулировать пастьбу разводимых им домашних травоядных животных. Перевыпас скота был одной из причин упадка многих цивилизаций. Конечно, здесь надо с осторож-

ностью выбирать слова. «Перевыпас» уже по определению разрушителен, но в чем выражается перевыпас в разных типах экосистем с точки зрения энергетики и перспективной экономики, мы начинаем понимать только сейчас.

В табл. 3.10 приведены данные, полученные при длительном исследовании влияния степени выпаса на естественное пастбище, проведенном на Великих равнинах (США). В первые несколько лет девятилетнего периода исследований выход мяса был максимален при очень интенсивном использовании пастбища, когда бычки изымали более 50% годовой чистой продукции, но через 9 лет пастбище оказалось настолько нарушенным, что выпас пришлось прекратить (т. е. выход упал до нуля). При низкой и умеренной интенсивности выпаса не только сохранялись выход мяса и хорошее состояние пастбища, но и «качество» поголовья было выше, о чем свидетельствовал больший вес одного теленка в конце сезона. Вопрос об оптимальном и максимальном потреблении еще будет обсуждаться в разделе о поддерживающей емкости среды.

Таблица 3.10. Модель интенсивности выпаса по данным 9-летнего исследования в Коттонвуде, Южная Дакота. (Johnson et al., 1951.)

Показатели	Интенсивность выпаса		
	низкая (1 корова на 8,5 га)	умеренная (1 корова на 6 га)	высокая (1 корова на 3,6 га)
Средняя биомасса скота в конце сезона роста, кг·га$^{-1}$	321	405	648
Средняя масса 1 коровы в конце сезона роста, кг	1003	942	912
Средняя масса 1 теленка при переходе к самостоятельному питанию, кг	382	363	354
Использование корма: % наземной растительности, съеденной за сезон роста	37	46	63
Состояние пастбища к концу 9-летнего периода [1]	Улучшилось	Без изменений	Ухудшилось

[1] Оценка основана на относительном обилии «исчезающих» растений, т. е. привлекательных для коров видов, численность которых уменьшается при усилении выпаса.

«Недовыпас» также может оказаться вредным. Если прямое потребление живых растений совершенно отсутствует, то детрит может накапливаться быстрее, чем идет его разложение микроорганизмами. Это замедляет круговорот минеральных веществ, и, кроме того, система может стать пожароопасной.

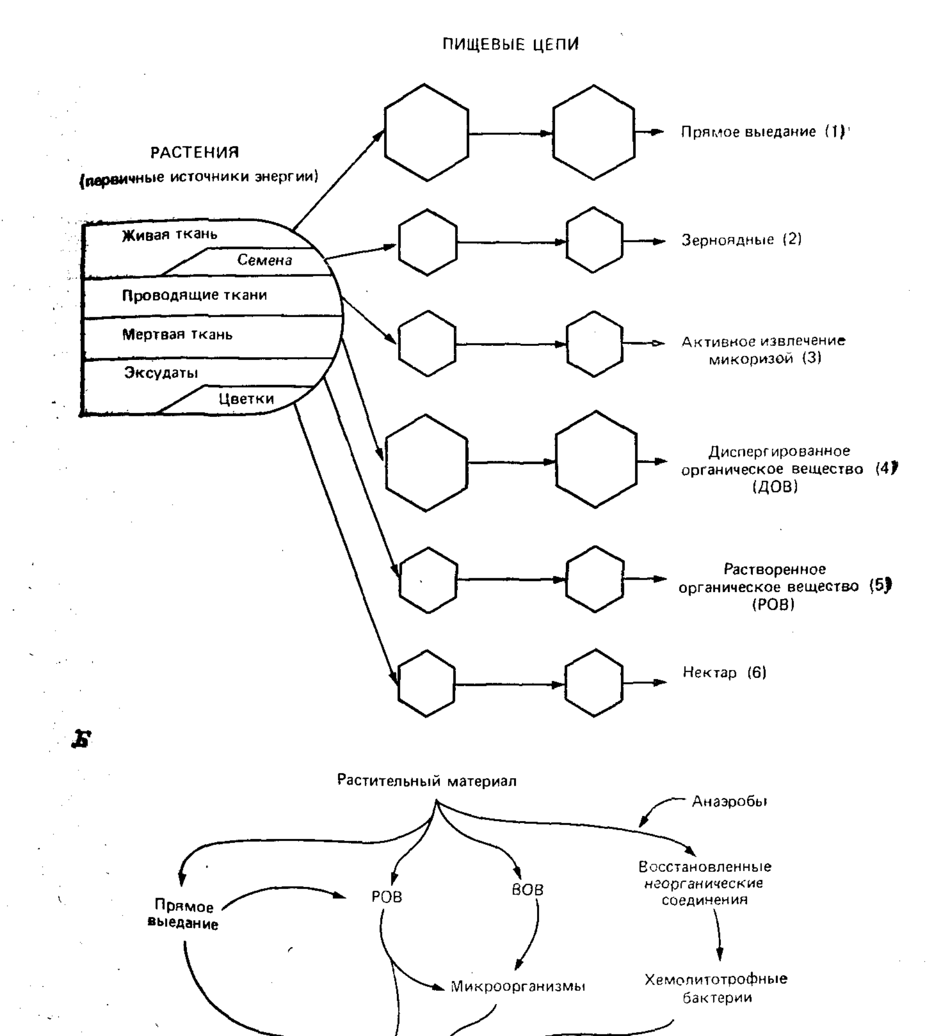


Рис. 3.11. Многоканальные модели пищевой цепи, особенно приложимые к наземным (*А*) и водным (*Б*) экосистемам. РОВ — растворенное органическое вещество; ВОВ — взвешенное органическое вещество.

Потоки энергии, начинающиеся с неживого органического вещества, идут, как показано на рис. 3.11, *А*, по нескольким разным пищевым цепям. То, что на рис. 3.10 было обозначено как единый детритный путь, здесь подразделено на три потока. Один

из них, часто доминирующий, начинается с диспергированного органического вещества (ДОВ), или детрита, два других — с растворенного органического вещества (РОВ). Грибы, образующие микоризу (см. рис. 7.12), тли, паразиты, патогены активно извлекают продукты фотосинтеза непосредственно из проводящих или других тканей растения, но подавляющее большинство сапротрофных микроорганизмов используют РОВ, выделяющиеся или вымывающиеся из клеток, корней и других частей растений. Недавние исследования показали, что эти два пути потребления РОВ могут составлять значительную долю общего потока энергии в океане и в лесах с хорошо развитыми микоризными системами.

Как показано на рис. 3.11, *А*, две отдельные субсистемы пищевых цепей приурочены в основном к наземным или мелководным экосистемам; *это зерновые пищевые цепи*, начинающиеся с семян, которые представляют собой высококачественные источники энергии и составляют важную часть рациона людей и многих животных, и *нектарные пищевые цепи*, начинающиеся с нектара цветущих растений, которым для опыления требуются насекомые или другие животные. Сложные и мутуалистические взаимоотношения, развившиеся в эволюции между растениями и опылителями и растениями и зерноядными животными, обсуждаются в гл. 6.

Наконец, на рис. 3.11, *Б* представлен еще один способ изображения пищевых цепей, особенно пригодный для водных местообитаний. Анаэробный путь, подробнее обсуждавшийся в гл. 2, показан здесь в виде самостоятельного пути наряду с прямым выеданием растений, потреблением РОВ и детрита. Важны все четыре пути потока энергии, но точное количество первичной энергии, идущее по каждому из этих четырех путей в разных типах экосистем, неизвестно. Работы последнего десятилетия (Jorgenson, Fenchel, 1974; Rich, Wetzel, 1978; Howarth, Teal, 1980) позволяют думать, что пищевая цепь восстановленной серы — один из основных путей потока энергии на соленых маршах и в других мелководных экосистемах. Что еще важнее, экологи мало знают о том, как естественные и антропогенные силы влияют на распределение энергии по тем или иным путям. Все эти вопросы составляют основные направления исследований на ближайшее будущее.

Качество ресурсов. Качество ресурса — это не менее важный параметр, чем количество энергии, протекающее по разным пищевым цепям (E. Odum, Biever, 1983). Например, по легкости ассимиляции качество продуктов фотосинтеза, извлекаемых микоризными грибами, гораздо выше качества отмерших листьев. Соответственно перенос по микоризному пути идет быстрее, а эффективность ассимиляции выше. Важно также отметить, что все пищевые цепи имеют возможность обратной связи: консументы часто переносят элементы питания, распространяют споры или семена растений или синтезируют гормоны, влияющие на кормовые растения, часто благоприятно влияющие. Возвращаясь к примеру микоризных грибов, укажем, что они переносят к корням растения элементы питания, а взамен получают от растения высококачественную пищу. Такие взаимоотношения выгодны и продуценту, и консументу. Этот тип мутуализма рассмотрен подробнее ниже в этом разделе и в гл. 7, разд. 4.

Универсальная модель потока энергии. Каковы основные компоненты модели потока энергии? На рис. 3.12 представлена модель, которую можно назвать «универсальной», поскольку она приложима к любому живому компоненту системы, будь то растение, животное, микроорганизм, особь, популяция или трофическая группа. Соединенные между собой, такие графические модели могут отразить, как уже показано, пищевые цепи или биоэнергетику экосистемы в целом. На рис. 3.12 квадрат, обозначенный буквой *B*, изображает живую структуру или биомассу основного компонента модели. Хотя биомассу выражают обычно через какую-либо массу (живая [сырая] масса, сухая масса или масса обеззоленного вещества), желательно выражать биомассу в калориях, чтобы выявить связь между размерами потока энергии и одномоментной или средней биомассой. Общее поступление энергии на рис. 3.12 обозначено буквой *I*. Для облигатных автотрофов это свет, для облигатных гетеротрофов — органическая пища. Как говорилось в гл. 2, некоторые водоросли и бактерии могут использовать оба источника энергии, а многие из них нуждаются в определенном соотношении этих источников. Сходная ситуация наблюдается у лишайников и тех беспозвоночных животных, в которых содержатся водоросли-мутуалисты. В таких случаях канал притока на схеме потоков энергии можно разделить пропорционально использованию различных источников энергии или же можно разделить биомассу на отдельные резервуары, если вы хотите, чтобы каждый резервуар соответствовал одному энергетическому (трофическому) уровню.

Такая гибкость в использовании модели может смутить начинающего. Необходимо еще раз подчеркнуть, что концепция трофического уровня введена не для того, чтобы классифицировать виды. Энергия течет через сообщество в соответствии со вторым законом термодинамики, но отдельная популяция вида может быть вовлечена не в один, а в несколько этапов, или трофических уровней (и очень часто именно так и бывает). Поэтому универсальную модель потока энергии, приведенную на рис. 3.12, можно использовать двояко. Она может представлять популяцию какого-либо вида — в этом случае каналы притока энергии и связи с другими видами составляют обычную схему пищевой сети с названиями отдельных видов в ее узлах (см. рис. 3.13), или же она может изображать определенный энергетический уровень — тогда

прямоугольники биомассы и каналы потоков энергии представляют все популяции (или их части), поддерживаемые одним источником энергии. Например, часть пищи лис составляют обычно растительные продукты (плоды и т. д.), а другую часть их пищи составляют травоядные животные (зайцы, полевые мыши и т. д.).

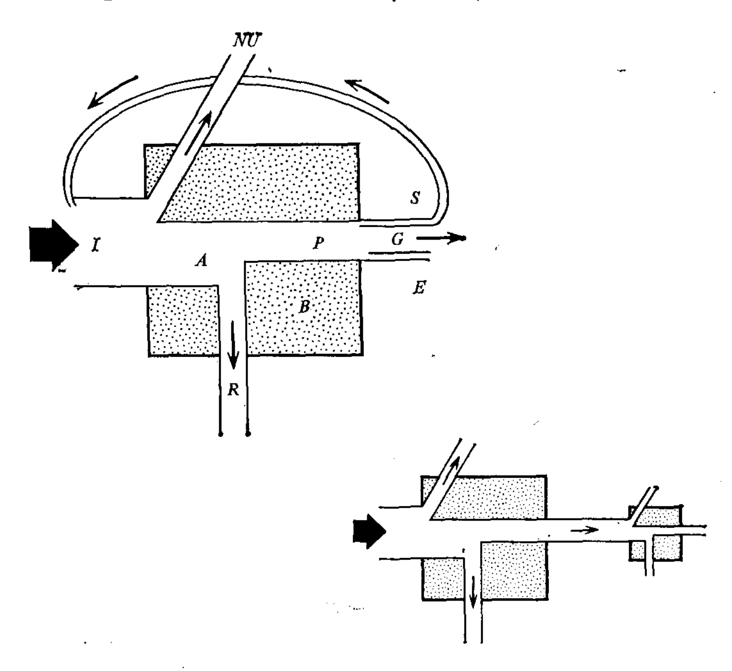


Рис. 3.12. Компоненты «универсальной» модели экологического потока энергии. (E. Odum, 1968.)
I — поступившая или поглощенная энергия; *NU* — неиспользованная энергия; *A* — ассимилированная энергия; *P* — продукция; *R* — дыхание; *B* — биомасса; *G* — рост; *S* — накопленная энергия; *E* — выделенная энергия. Объяснения см. в тексте.

Если мы хотим подчеркнуть аспект внутрипопуляционной энергетики, то все население лис можно изобразить одним прямоугольником. Если же мы хотим распределить метаболизм популяции лис на два трофических уровня соответственно пропорции растительной и животной пищи, то надо изобразить два прямоугольника или более (как это сделано на рис. 3.12 внизу справа). Так мы можем включить популяцию лис в общую схему потока энергии в сообществе. При изображении целого сообщества нельзя смешивать эти два способа, кроме тех случаев, когда каждый вид занимает не более одного трофического уровня (например, африканская пищевая цепь трава—зебра—лев).

Но достаточно о проблеме источников энергии. Не вся энергия, поступающая в биомассу, подвергается превращению. Часть ее может просто пройти через биологическую структуру; например, пища может пройти через пищеварительный тракт, не включаясь в метаболизм, а часть энергии света проходит через растительность не усваиваясь. Эта часть энергии обозначена через *NU*. Используемая, или ассимилируемая, часть на схеме обозначена буквой *A*. Отношение *A* и *I*, т. е. эффективность ассимиляции, широко варьирует. Оно может быть очень мало, как в случае усвоения света растениями или ассимиляции пищи у животных-детритофагов, или же очень велико, как в случае животных или бактерий, питающихся высококалорийной пищей, например сахарами и аминокислотами.

У автотрофов ассимилированная энергия (*A*) — это, разумеется, валовая продукция или валовой фотосинтез. Аналогичный компонент (компонент *A*) у гетеротрофов, как уже говорилось выше (с. 118), — это пища, уже продуцированная кем-то другим. Таким образом, термин «валовая продукция» может использоваться только применительно к первичной, или автотрофной, продукции. У высших животных величину *A* часто называют «метаболизированной энергией» (Kleiber, Dougherty, 1934; Kendeigh, 1949).

Ключевая особенность этой модели — разделение ассимилированной энергии на компоненты *P* и *R*. Та часть фиксированной энергии *A*, которая окисляется и теряется в форме тепла, называется дыханием (*R*), а та часть, которая превращается в новое или принадлежащее другому виду органическое вещество, называется продукцией (*P*). У растений это чистая продукция, у животных — вторичная продукция. Компонент *P* — это энергия, доступная следующему трофическому уровню, в противоположность компоненту *NU*, который доступен и на данном трофическом уровне.

Отношения *P*/*R* и *B*/*R* широко варьируют. Они имеют важное экологическое значение (см. разд. 1 этой главы и гл. 2, с. 75—77). В целом часть энергии, идущая на дыхание, т. е. на поддержание структуры, велика в популяциях крупных организмов (люди, деревья и др.) и в сообществах с большой биомассой на корню. При стрессовых воздействиях на систему *R* возрастает. Величина *P*, напротив, сравнительно велика в активных популяциях мелких организмов, например бактерий или водорослей, в молодых, быстро растущих сообществах и в системах, получающих энергетические дотации. О важности соотношения *P*/*R* при производстве пищи для человека говорилось в разд. 3 этой главы и еще раз будет сказано в гл. 8.

Продукция может принимать различные формы (см. рис. 3.11, *A*). Три ее типа указаны на рис. 3.12: *G* — рост,

или увеличение, биомассы, E — ассимилированное органическое вещество, выделяемое с экскрементами, секретируемое или извлекаемое, S — запас (например, жировые накопления, которые могут быть использованы позже). Обратный поток S, показанный на рис. 3.12, можно назвать и «рабочей петлей», поскольку это та часть продукции, которая используется для обеспечения энергией в будущем (например, хищник использует энергию запасенных веществ, чтобы найти новую жертву; энергия экскрементов или выделений травоядного животного удобряет почву, поддерживая жизнь растений, которыми это животное питается).

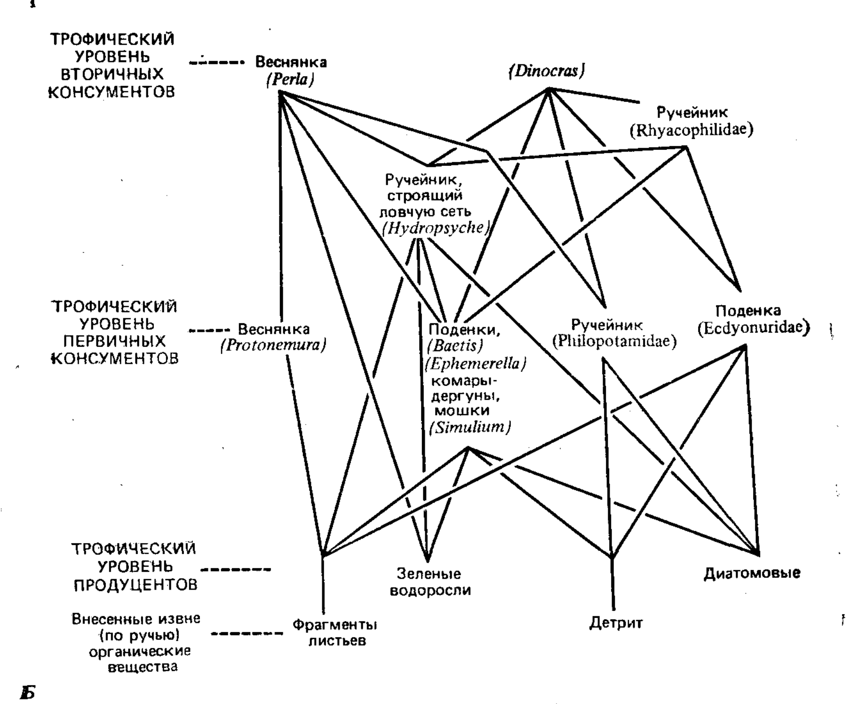
Примеры

Четырех примеров будет достаточно, чтобы проиллюстрировать основные особенности пищевых цепей, пищевых сетей и трофических уровней. Первый пример — регион Крайнего Севера, называемый тундрой, где обитает сравнительно немного видов организмов, успешно приспособившихся к низким температурам. Поэтому пищевые цепи и пищевые сети здесь относительно просты. Один из основателей современной экологии, британский эколог Ч. Элтон, поняв это, уже в 20—30-х годах нашего века занялся изучением арктических земель. Он одним из первых четко обрисовал принципы и концепции, связанные с пищевыми цепями (Elton, 1927). Растения тундры — лишайник («олений мох») *Cladonia*, злаки, осоки и карликовые ивы составляют пищу оленя карибу в североамериканской тундре и его экологического аналога в тундре Старого Света — северного оленя. Эти животные в свою очередь служат пищей волкам и человеку. Тундровые растения поедают также лемминги — пушистые короткохвостые грызуны, напоминающие медведя в миниатюре, и тундряные куропатки. Всю долгую зиму и все короткое лето песцы и полярные совы питаются в основном леммингами. Любое значительное изменение численности леммингов отражается и на других трофических уровнях, так как других источников пищи мало. Вот почему численность некоторых групп арктических организмов сильно колеблется от сверхизобилия до почти полного исчезновения. Подобное часто случалось в человеческом обществе, если оно зависело от одного или нескольких немногих источников пищи (вспомним «картофельный голод» в Ирландии[1]).

Пищевые цепи, разумеется, действуют как в малом, так и в крупном масштабе. На рис. 3.13 показаны схемы пищевых сетей, объединяющих мелкие организмы прудового сообщества, а также Северного моря — одних из наиболее изученных и интенсивно облавливаемых областей мира. На рис. 3.13, *А* показано перепле-

[1] В 1845—1847 гг. в результате гибели посадок картофеля от фитофторы в Ирландии свирепствовал голод. — *Прим. перев.*

А



Б

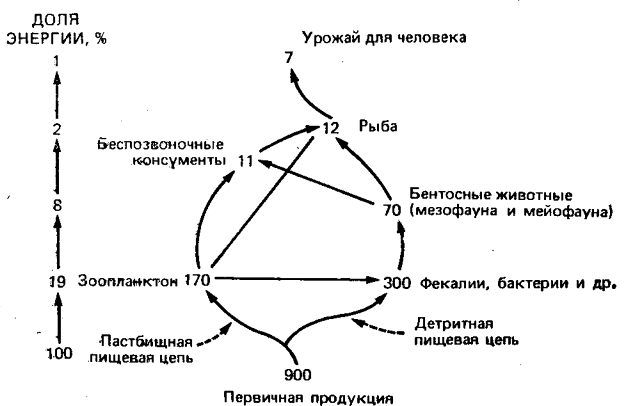


Рис. 3.13. *А*. Часть пищевой сети в сообществе небольшого ручья в Южном Уэльсе. На схеме показаны переплетение пищевых цепей, образующих пищевую сеть, и три трофических уровня; видно, что некоторые организмы, например *Hydropsyche*, могут занимать промежуточное положение между основными трофическими уровнями. Здесь представлена «открытая» система, в которую часть основной пищи поступает извне. (С изменениями по Jones, 1949.)

Б. Схема пищевой сети Северного моря, на которой показаны количества энергии, переносимой по пастбищной и детритной пищевым цепям (в ккал×$м^{-2}$). (По Steele, 1970.)

тение пищевых цепей, образующее пищевую сеть, три трофических уровня и два источника первичной энергии: один — внутри системы (водоросли), другой — поступающий извне (листовой детрит). Показано также, что некоторые организмы, например строящие ловчую сеть личинки ручейника, получают энергию пищи с двух трофических уровней. Схема пищевой сети Северного моря (рис. 3.13, *Б*) показывает, как годовая первичная продукция, по оценкам составляющая 900 ккал·м$^{-2}$, распределяется между пастбищным (зоопланктон) и детритным (бентос) путями. Они поддерживают продукцию рыбы, 1% которой потребляет человек.

> В отличие от диких карибу одомашненный северный олень не мигрирует. В Лапландии оленей перегоняют с места на место, чтобы избежать перевыпаса, но индейцы и эскимосы Аляски не имеют навыков пастьбы (поскольку карибу сами переходят с одного пастбища на другое). В результате северные олени, интродуцированные на Аляску, обычно сами оставались на одном месте или их окружали изгородью. Поэтому они истощили многие пастбища, уменьшив емкость экосистемы и для карибу. Это наглядный пример того, что случается, когда при интродукции организма в новый для него район забывают о таком важном факторе, как процедура смены пастбищ. Интродуцированные животные часто становятся серьезным бедствием, если вместе с ними не переносятся естественные или искусственные контролирующие механизмы.

Пруды для спортивной рыбной ловли, тысячами созданные в США, служат прекрасным примером пищевых цепей в довольно упрощенных условиях. Поскольку назначение рыбного пруда состоит в том, чтобы давать максимальное количество рыбы определенного вида и размеров, все операции по уходу за прудом направлены на превращение возможно большего количества доступной энергии в конечный продукт. Это достигается сокращением числа продуцентов до одной группы — плавающих водорослей, или фитопланктона. (Другие зеленые растения — укорененные высшие растения и нитчатые водоросли — подавляются.) На рис. 3.14 показана блочная схема пруда для спортивной рыбной ловли. Указан перенос энергии между звеньями пищевых цепей в килокалориях на 1 м^2 в год. В этой модели учтены только последовательные поступления поглощаемой с пищей энергии в зависимости от времени, $i(t)$, и не учтены потери при дыхании и ассимиляции. Фитопланктон поедается планктонными ракообразными, взвешенными в толще воды, а детрит, остающийся от планктона, идет в пищу разным бентосным беспозвоночным, особенно мотылю (личинки хирономид), которых охотно поедает солнечная рыба; она в свою очередь идет в пищу форелевым

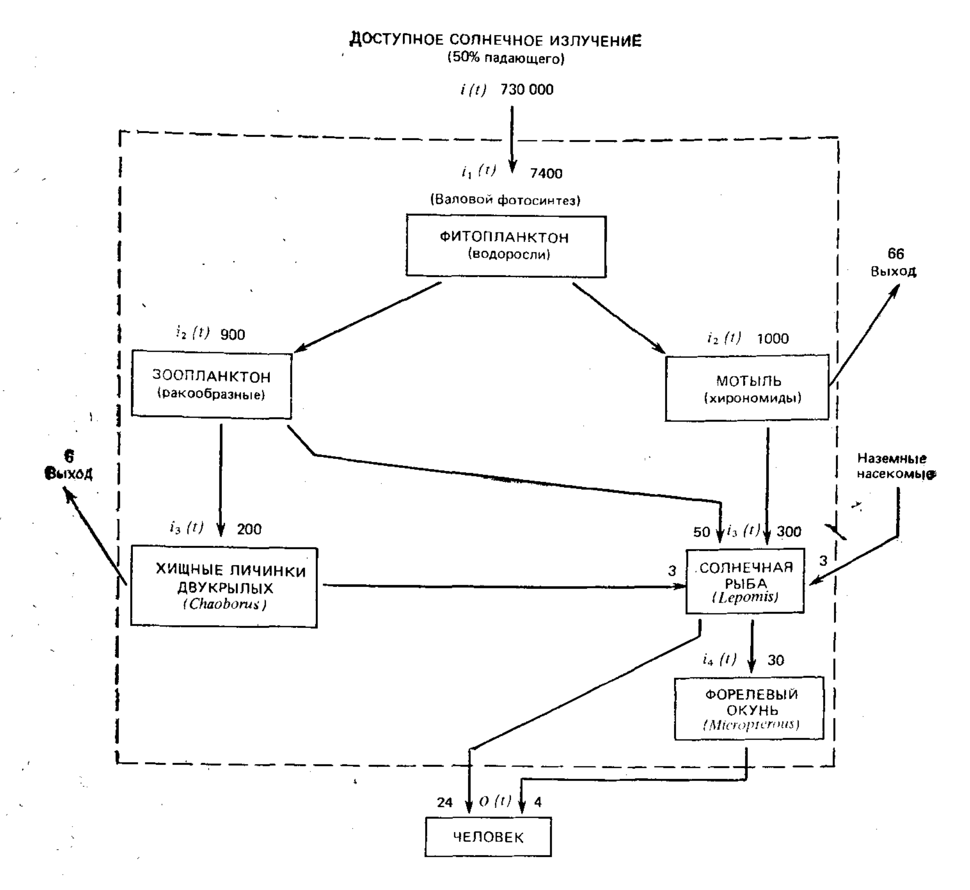


Рис. 3.14. Схема основных пищевых цепей в пруду для спортивной рыбной ловли (шт. Джорджия). Оценки поступления энергии (i) за время t даны в килокалориях на 1 м^2 в год. $i_1(t)$, $i_2(t)$, $i_3(t)$ и $i_4(t)$ — потребленная энергия пищи на последовательных трофических уровнях (потери при ассимиляции и дыхании не указаны). o_t — выход энергии из пруда (калорийность рыбы, пойманной человеком). Схема наводит на мысль, что продукцию рыбы удалось бы увеличить, устранив «побочную пищевую цепь» с *Choaborus*; однако не исключено, что эта побочная цепь способствует стабильности системы. Данные взяты из работы Уэлча (Welch, 1967), но оценка ассимиляции энергии на уровне i_2 изменена с учетом того, что зоопланктон ассимилирует 60% энергии пищи, а хирономиды — 40%.

окуням (*Micropterous*). Баланс между этими последними звеньями пищевой цепи (солнечная рыба—форелевые окуни) особенно важен для человека. Пруд с единственным видом рыбы — солнечная рыба — давал бы больше рыбы (по биомассе), чем пруд с крупным черным окунем и ушастым окунем, но популяция состояла

бы в основном из мелких особей вследствие быстрого размножения и жесткой конкуренции за пищу. Уловы на удочку или дорожку вскоре перестали бы удовлетворять рыболовов, поскольку они предпочитают выуживать не мелочь размером в сардинку, а крупную рыбу, и именно конечный хищник необходим в хорошем пруду для спортивной ловли. Эмануэл и Малхолленд (Emanuel, Mulholland, 1976), основываясь на исследовании Уэлча (Welch), построили модель управления условиями среды в пруду. Она может быть использована для расчета оптимальной интенсивности удобрения пруда для спортивного рыболовства.

Рыбный пруд — удачный пример того, как вторичная продукция зависит от 1) длины пищевой цепи, 2) первичной продуктивности и 3) природы и величины привносимой извне энергии в систему пруда. Как показано в табл. 3.11, большие озера и моря дают на 1 м² меньше рыбы, чем небольшие продуктивные удобряемые пруды при интенсивном ведении хозяйства, и дело не только в том, что в крупных водоемах первичная продуктивность ниже и пищевые цепи длиннее, но и в том, что в этих крупных водоемах человек собирает лишь часть популяции консументов, а именно ту часть, которая ему выгодна. Кроме того, выход продукции в несколько раз выше при разведении растительноядных видов (например, карпа), чем при разведении хищных (окуней и др.); последним, разумеется, нужна более длинная пищевая цепь. Высокие выходы продукции, указанные в табл. 3.11, IV, получены благодаря внесению в экосистему пищи извне, т. е. внесению растительной или животной продукции из другой экосистемы. Поэтому при расчете продукции на единицу площади в таких случаях следовало бы включать и площадь той земли, с которой поступает дополнительная пища. Многие неправильно оценивают высокую продуктивность водоемов в странах Востока, сравнивая ее с продуктивностью рыбных прудов в США, куда обычно дополнительной пищи не поступает. Естественно, что способ ведения прудового хозяйства зависит от плотности населения в данном районе. Там, где люди живут в тесноте и голоде, в прудах выращивают растительноядную и детритоядную рыбу; так легко без дополнительной подкормки получать урожаи 1125—1750 кг·га⁻¹. Там же, где люди не скучены и не голодны, они предпочитают спортивное рыболовство; пригодные для этого виды рыб — обычно хищники, стоящие в конце длинной пищевой цепи, и урожаи здесь значительно ниже — 112—175 кг·га⁻¹. При годовом урожае рыбы в 300 ккал с 1 м² (в самых продуктивных естественных водоемах или прудах с короткими пищевыми цепями) 10% чистой первичной продукции превращается в продукцию первичных консументов (ср. данные табл. 3.4, *B* и 3.6 с данными табл. 3.10), что и показано на обобщенной схеме рис. 3.9.

Таблица 3.11. Вторичная продуктивность на примере продукции рыбы

Экосистема и трофический уровень	Сбор человеком	
	кг·га⁻¹·год⁻¹	ккал·м⁻²·год⁻¹
I. Неудобряемые естественные водоемы		
Различные хищники (природные популяции)		
Мировое морское рыболовство (в среднем) [1]	1,665	0,3
Северное море [2]	29,97	5,0
Великие озера [3]	1,11—7,77	0,2—1,6
Африканские озера [4]	2,22—249,75	0,4—50
Небольшие озера в США [5]	2,22—177,6	0,4—36
Разводимые хищники		
Рыбные пруды в США (спортивное рыболовство) [4]	44,4—166,5	9—34
Разводимые растительноядные		
Рыбные пруды в Германии (карп) [6]	111—388,5	22—80
II. Область апвеллинга Перуанского течения (анчоус). Мощный естественный приток питательных веществ [7]	1665	335
III. Искусственно удобряемые воды		
Разводимые хищники		
Рыбные пруды в США (спортивное рыболовство) [8]	222—555	45—112
Разводимые растительноядные		
Филиппинские морские пруды (ханос) [4]	555—1110	112—202
Рыбные пруды в Германии (карп) [6]	1110—1665	202—336
IV. Удобряемые водоемы и внесение пищи извне		
Хищники		
Пруд площадью 0,4 га, США [6]	2220	450
Растительноядные		
Гонконг [4]	2220—4440	450—900
Южный Китай [4]	1110—14 985	202—3024
Малайя [4]	3885	785

[1] Из расчета 60·10⁶ т (FAO, 1967, Prod. Handb.) с 360·10⁶ км² площади океанов.
[2] Данные FAO.
[3] Rawson 1952.
[4] Hickling, 1948.
[5] Rounsefell, 1946.
[6] Viosca, 1936.
[7] Самый продуктивный район рыболовства в мире, 10^7 т с $6 \cdot 10^{10}$ м² (Ryther, 1969).
[8] Swingle, Smith, 1947.

Размеры организмов в пищевых цепях

Как подчеркивал Элтон (Elton, 1927), в основе существования пищевых цепей лежат помимо второго закона термодинамики также размерные закономерности поедаемых организмов. Как правило, размеры пищи, которую могут добывать определенные животные, имеют довольно четкие верхний и нижний пределы. Соот-

ношения размеров организмов по-разному изменяются в цепи хищников и в цепи паразитов: во втором случае организмы на каждом последующем уровне не увеличиваются, а мельчают; так, на корнях сельскохозяйственных культур паразитируют нематоды, а на них могут нападать бактерии или другие более мелкие организмы. Блохи — обычные паразиты млекопитающих и птиц — в свою очередь имеют паразитов из простейших рода *Leptomonas*. Впрочем, с энергетической точки зрения между цепями хищников и паразитов нет коренного различия, поскольку и паразиты, и хищники являются консументами. Таким образом, на схеме потоков энергии паразит зеленого растения будет занимать то же положение, что и травоядное животное, а паразиты животных — положение хищников разных категорий. Теоретически цепи паразитов должны быть в среднем короче цепей хищников, так как с уменьшением размеров организма, как будет показано ниже, быстро увеличивается интенсивность метаболизма на грамм массы, в результате чего резко сокращается та биомасса, которую можно поддерживать при данном количестве пищи.

Детритная пищевая цепь

Хороший пример детритной пищевой цепи — подробно изученная У. Одумом и Хелдом (W. Odum, Heald, 1972, 1975) пищевая цепь, базирующаяся на листьях мангровых деревьев. На юге Флориды листья растущих здесь красных мангров (*Rhizophore mangle*) падают в солоноватые воды, заросшие мангровыми деревьями, в количестве 9 т на 1 га за год (около 2,5 г, или 11 ккал на 1 м² в сут). Поскольку до опадения листьев только 5% их вещества используют растительноядные насекомые, большая часть годовой чистой продукции мангровых зарослей разносится приливно-отливными и сезонными течениями по обширной территории заливов и эстуариев. Как явствует из схемы на рис. 3.15, *А*, ключевая группа мелких животных, часто называемая *мейофауной* (в переводе — уменьшенные животные), состоящая из огромного числа особей немногих видов, потребляет большие количества детрита высших растений с развивающимися на нем микроорганизмами и меньшие количества водорослей. Мейофауна в эстуариях обычно состоит из мелких крабов, креветок, нематод, полихет, мелких двустворчатых моллюсков и улиток, а в менее соленых водах — и личинок насекомых. Размер частиц, поглощаемых этими потребителями детрита и водорослей, варьирует от довольно крупных фрагментов листа до мельчайших иловых частиц, на которых сорбированы органические вещества. Эти частицы последовательно проходят через кишечники многих особей и видов (в процессе копрофагии; см. с. 56), причем на них повторно развивается микробное население (или повторно сорби-

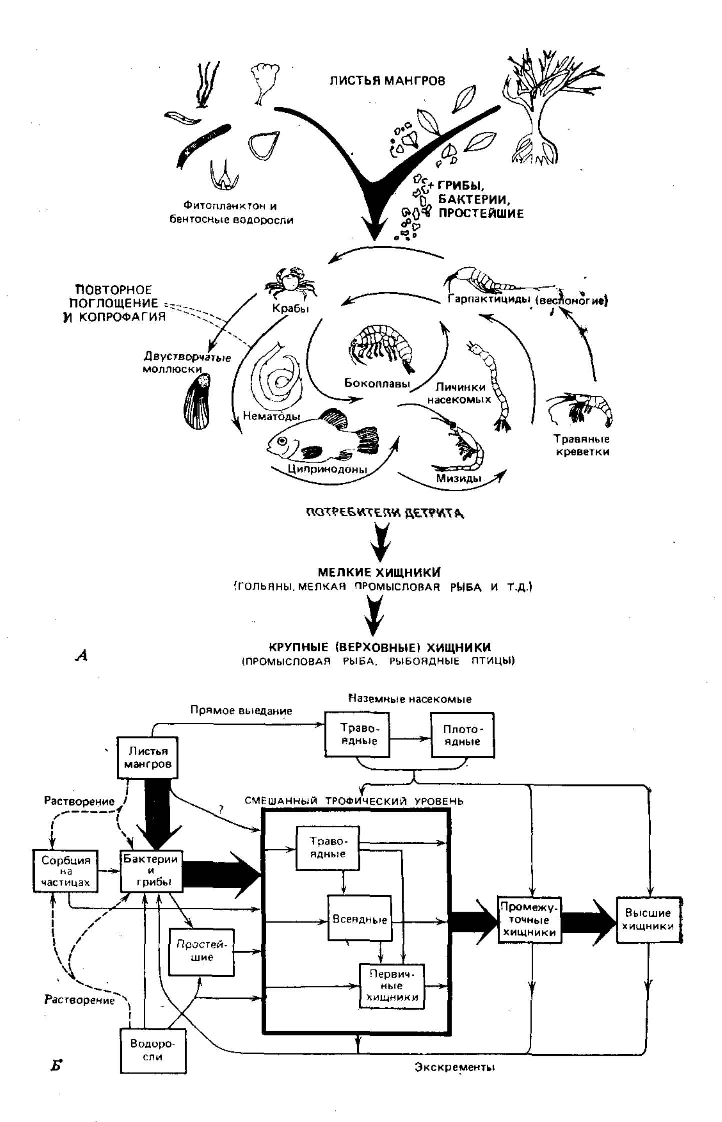


Рис. 3.15. Детритная пищевая цепь, основанная на листьях мангровых деревьев, падающих в мелководный эстуарий на юге Флориды. Фрагменты листьев, обработанные сапротрофами и заселенные водорослями, поедаются одними животными и после прохождения через их кишечник снова поедаются другими животными (копрофагия), относящимися к ключевой группе мелких потребителей детрита; эти последние в свою очередь служат основной пищей промысловой рыбы, цапель, аистов и ибисов. Иллюстрированная схема пищевой цепи показана вверху (*А*), а блоковая схема — внизу (*Б*). (С изменениями по W. Odum, 1970.)

руются и экстрагируются органические вещества) до тех пор, пока субстрат не будет исчерпан. Вопрос о том, как происходит обогащение детрита белком (см. с. 52), сложен и до сих пор еще не решен (но см. далее в этой главе раздел о методе меченых атомов). Но такая информация не обязательна для построения модели, так как всю мейофауну удобно считать «черным ящиком», как показано на рис. 3.15, *Б*. Насколько сейчас известно, модель, приведенную на рис. 3.15, *Б*, можно с одинаковым успехом использовать для леса, лугопастбищной экосистемы или эстуария. Полагают, что характер распределения энергии везде будет одинаковым, разным будет только набор видов. В детритных системах усилена регенерация и повторное использование элементов питания, поскольку растительные, микробные и животные компоненты сочетаются в этих системах таким образом, что высвобожденные элементы питания сразу же снова поглощаются другими организмами.

Экологическая эффективность

Значительный интерес для эколога представляют отношения величин энергетического потока в разных точках пищевой цепи. Выраженные в процентах, эти отношения часто называют экологической эффективностью. В табл. 3.12 приведены некоторые из этих отношений и даны их определения, в основе которых лежат представления об энергетических потоках. По большей части эти отношения могут использоваться применительно и к составляющим популяциям, и к целым трофическим уровням. Часто путают разные типы эффективности, поэтому важно точно указывать, о каком соотношении идет речь; схемы потоков энергии (рис. 3.6 и 3.9) оказываются здесь очень полезными.

Следует помнить, что сравнивать можно только безразмерные величины эффективности, т. е. такие, в которых и числитель, и знаменатель дроби выражены в одних и тех же единицах. В противном случае можно прийти к совершенно ошибочным выводам. Например, птицеводы могут говорить о 40%-ной эффективности превращения корма в куриное мясо (в табл. 3.12 — отношение P_t/I_t). Но на самом деле это отношение сырой массы кур (энергетическая ценность около 2 ккал·г$^{-1}$) к сухой массе корма (более 4 ккал·г$^{-1}$). Истинная эффективность роста в этом случае составляет около 20%. Экологические эффективности желательно выражать в «экологической валюте» (т. е. в кал·кал$^{-1}$).

Уже говорилось об эффективности переноса между трофическими уровнями; P_G/L обычно равно 1—5%, P_G/L_A равно 2—10%, и эффективность переноса продукции между вторичными трофическими уровнями составляет обычно 10—20%. Новые исследования океанических пищевых цепей показали, что в тех случаях,

Таблица 3.12. Различные типы экологической эффективности

Отношение	Название и объяснение
А. Отношения между трофическими уровнями	
$\frac{I_t}{I_{t-1}}$	Эффективность поглощения энергии трофическим уровнем (или эффективность Линдемана). Для первичного уровня это $\frac{P_G}{L}$ или $\frac{P_G}{L_A}$
$\frac{A_t}{A_{t-1}}$	Эффективность ассимиляции трофического уровня — Для первичного уровня P и A могут быть выражены в L или L_A, как выше; $A_t/A_{t-1}=I_t/I_{t-1}$ для первичного, но не для вторичных уровней
$\frac{P_t}{P_{t-1}}$	Эффективность продукции трофического уровня — Для первичного уровня P и A могут быть выражены в L или L_A, как выше; $A_t/A_{t-1}=I_t/I_{t-1}$ для первичного, но не для вторичных уровней
$\frac{I_t}{P_{t-1}}$ или $\frac{A_t}{P_{t-1}}$	Эффективности использования
Б. Отношения внутри трофических уровней	
$\frac{P_t}{A_t}$	Эффективность роста тканей или продукции
$\frac{P_t}{I_t}$	Экологическая эффективность роста
$\frac{A_t}{I_t}$	Эффективность ассимиляции

Примечание: Объяснение символов (см. рис. 3.9): L — свет (общий); L_A — поглощенный свет; P_G — общий фотосинтез (валовая продукция); P — продукция биомассы; I — поступление энергии; R — дыхание; A — ассимиляция; NA — поглощено, но не ассимилировано; NU — не использовано на данном трофическом уровне; t — трофический уровень; $t—1$ — предыдущий трофический уровень.

когда в системе присутствуют так называемые «концентраторы», например пелагические оболочники (сальпы), отфильтровывающие из воды мелкие организмы и частицы и производящие фекальные комочки, которые затем многократно проходят через кишечники более крупных организмов, могут достигаться трофические эффективности выше 20% (Pomeroy, 1979). Поскольку у теплокровных животных (эндотермов), постоянно поддерживающих высокую температуру тела, доля ассимилированной энергии, которая должна идти на дыхание, как минимум в 10 раз больше, чем у холоднокровных (экзотермов), у первых должна быть ниже эффективность продукции P/A. Поэтому в «беспозвоночной» пищевой цепи эффективность переноса энергии между трофическими уровнями должна быть выше, чем в цепи с участием млекопи-

тающих. Например, эффективность переноса от лося к волку на острове Айл-Роайл составляет около 1%, а в пищевой цепи *Daphnia—Hydra* она равна 10% (Lawton, 1981). Как правило, эффективность роста тканей и эффективность ассимиляции у животных связаны обратной зависимостью (E. Odum, Smalley, 1957; Welch, 1968). Для травоядных животных обычно характерна более высокая эффективность *P/A*, но более низкая *A/I*, чем для хищников (Kozlowski, 1968; May, 1979).

Многих озадачивала очень низкая первичная эффективность, характерная для интактных природных систем, в сравнении с высокими КПД электромоторов и других двигателей. Это привело к мысли о необходимости серьезно рассмотреть возможности увеличения эффективности процессов, происходящих в природе. На самом деле, долгоживущие, крупномасштабные экосистемы нельзя приравнивать в этом отношении к недолговечным механическим системам. Во-первых, в живых системах много «горючего» затрачивается на «ремонт» и самоподдержание, а при расчете КПД двигателей не учитываются амортизация и расходы энергии на ремонт. Иначе говоря, помимо энергии горючего много другой энергии (человеческой или иной) тратится на поддержание работоспособности машины, на ее ремонт и замену, и без учета этих расходов двигатели нельзя сравнивать с биологическими системами. Ведь биологические системы самовосстанавливаются и самоподдерживаются. Во-вторых, в определенных условиях быстрый рост может иметь большее значение для выживания, чем максимальная эффективность использования «горючего». Простая аналогия: автомобилисту может быть важнее быстро достичь пункта назначения, развив скорость 80 км/ч, чем с максимальной эффективностью использовать бензин, придерживаясь малой скорости. Инженерам важно понять, что любое повышение эффективности биологической системы обернется увеличением затрат на ее поддержание. Всегда наступает такой предел, после которого выигрыш от роста эффективности сводится на нет ростом расходов, не говоря уже о том, что система может войти в опасное колебательное состояние, грозящее разрушением. Как уже отмечалось, индустриализованные агроэкосистемы, возможно, уже достигли такой стадии, когда увеличение расходов приводит ко все меньшей отдаче (см. также разд. 8). Важным фактором при определении эффективности является качество источника энергии. Этот вопрос более подробно рассматривается в разд. 5.

Роль консументов в динамике пищевой сети

Животные и другие консументы — это не просто пассивные «едоки», входящие в пищевую цепь. Удовлетворяя свои потребности в энергии, они часто действуют через систему положительной обратной связи на находящиеся выше трофические уровни. Благодаря естественному отбору хищники и паразиты приспособились к тому, чтобы не только не уничтожать источники своей пищи, но во многих случаях обеспечивать или даже увеличивать благосостояния своих жертв. Так что теоретически должны существовать не только управляющие цепи отрицательной обратной связи (см. гл. 2, разд. 6), но и эффекты положительной обратной связи. Однако лишь в последнее десятилетие были получены данные о конкретных случаях положительного влияния консументов на первичную продукцию. Приведем для иллюстрации несколько примеров.

Мак-Нотон (McNaughton, 1976) показал, что выедание растительности огромными стадами восточноафриканских антилоп наряду с пожарами во время засушливого сезона увеличивает скорость возврата элементов питания в почву. В последующий дождливый сезон усиливается восстановление травы, увеличивается ее продукция. Таким образом, эти взаимодействия облегчают поток энергии через систему. Этот удивительный симбиоз травы и травоядных животных, выработавшийся в экосистеме, названной Синклером и Нортон-Гриффитсом экосистемой Серенгети (Sinclair, Norton-Griffiths, 1979), функционирует, к сожалению, только в крупных масштабах, поскольку наиболее многочисленные травоядные мигрируют на большие расстояния. Такое эффективное содружество растений и животных будет трудно сохранить ввиду быстрого роста численности населения в Африке. Ограничение животных территорией специальных парков нарушит симбиоз и, вероятно, приведет к перевыпасу (вспомните историю интродукции северного оленя на Аляску).

В экспериментальном исследовании, проведенном в теплице, Дайер и Бокари (Dyer, Bokhari, 1976) сравнили злаки, листья которых поедались кузнечиками, с растениями, у которых просто отстригали такое же количество листьев. Восстановление шло быстрее у тех растений, которые объедали кузнечики. По-видимому, в слюне этих насекомых содержится вещество, стимулирующее рост корней и тем самым увеличивающее способность растения восстанавливать листья (подобный эффект отмечен и при выедании травы скотом; см. Reardon et al., 1974).

Можно привести пример и водной экосистемы. Манящие крабы рода *Uca*, питающиеся на морских маршах водорослями и детритом, несколькими способами «ухаживают» за своими кормовыми растениями. Роя грунт, они усиливают циркуляцию воды вокруг корней травы, растущей на марше, и вносят глубоко в анаэробную зону марша кислород и питательные вещества. Постоянно перерабатывая богатые органикой илы, на которых они питаются, крабы улучшают условия для роста бентосных водорослей. Наконец прошедшие через кишечник частицы осадка и

фекальные комочки предоставляют субстрат для роста азотфиксирующих и других бактерий, обогащающих систему (схему, иллюстрирующую эти и другие пути положительного обратного воздействия крабов на первичную продукцию, можно найти в работе Montague, 1980).

Обзоры этих проблем и другие примеры имеются в работах Викери, Чью, Мэтсона и Эдди, О'Нейла, Оуэнса и Вигерта, Китчелла и др. (Vickery, 1972; Chew, 1974; Mattson, Addy, 1975; O'Neill, 1976; Owens, Wiegert, 1976; Kitchell et al., 1979).

Некоторый интерес представляет длина пищевых цепей. Ясно, что уменьшение доступной энергии при переходе к каждому последующему звену ограничивает длину пищевых цепей. Однако доступность энергии, видимо, не единственный фактор, поскольку длинные пищевые цепи часто встречаются в неплодородных системах, например в олиготрофных озерах, а короткие — в очень продуктивных, или эвтрофных, системах. Быстрое продуцирование питательного растительного материала может стимулировать быстрое выедание, в результате чего поток энергии концентрируется на первых двух-трех трофических уровнях. Эвтрофикация озер также изменяет состав планктонной пищевой сети «фитопланктон—крупный зоопланктон—хищная рыба», превращая его в микробно-детритную микрозоопланктонную систему, не столь способствующую поддержанию спортивного рыболовства.

Примм и Лоутон (Primm, Lawton, 1977) полагают, что жизнь на высоких трофических уровнях увеличивает риск вымирания (ненадежность запасов пищи), но Саундерс (Saunders, 1978) оспаривает эту гипотезу, указывая, что самые длинные пищевые цепи известны на границе моря и суши.

В 1960 г. Хэйрстон, Смит и Слободкин (Hairston, Smith, Slobodkin, 1960) сформулировали гипотезу «естественного равновесия», вызвавшую среди экологов споры и дискуссии. Авторы гипотезы предположили, что, поскольку растения в общем накапливают очень большую биомассу (наш мир действительно можно назвать зеленым), видимо, что-то препятствует их выеданию. Это, по их мнению, делают хищники, т. е. численность первичных консументов ограничивается вторичными консументами, а первичные продуценты, таким образом, ограничены не выеданием травоядными, а только ресурсами. Затем Смит (Smith, 1969) и Фретвелл (Fretwell, 1977) предположили, что способ регуляции первичной продукции пищевой цепью, в которой используется эта продукция, зависит от того, четное или нечетное число звеньев в цепи. Так, если цепь состоит только из двух звеньев — растений и травоядных животных (первичных консументов), то рост растений будет лимитироваться и сдерживаться давлением этих травоядных, которые в свою очередь будут лимитированы пищей. Если добавляется еще одно звено — хищники (т. е. число звеньев

становится нечетным), которые ограничивают рост численности травоядных, то растения больше не подвергаются сильному выеданию и их лимитируют только ресурсы (т. е. питательные вещества и вода). При добавлении четвертого уровня (вторичный хищник или паразит) растения в значительной степени подпадают под лимитирующее влияние травоядных животных. Если эта теория верна, то график распределения биомассы урожая на корню по трофическим уровням должен иметь пики и провалы; провалы (т. е. уровни, контролируемые консументами) в цепях с четным количеством звеньев образуют 1, 3 и 5-й уровни, а с нечетным — 2, 4 и 6-й уровни. Такая ситуация наблюдается в рыбных прудах.

Кроме консументов в регуляции использования первичной продукции участвуют и другие механизмы. Это, например, химические соединения, выделяемые растениями и ингибирующие гетеротрофное потребление. Все эти теоретически возможные регуляторные механизмы действуют в реальном мире, но ни одна теория не может объяснить все.

Концентрация токсичных соединений при продвижении по пищевым цепям

Как будет показано в последующих главах, распределение энергии, разумеется, не единственный количественный параметр, на который влияют события, происходящие в пищевых цепях. Некоторые вещества по мере продвижения по цепи не рассеиваются, а, наоборот, накапливаются. Это так называемое *концентрирование в пищевой цепи* (в популярной литературе его называют *биологическим накоплением*) нагляднее всего демонстрируют некоторые устойчивые радионуклиды и пестициды.

Тенденция некоторых радионуклидов, побочных продуктов деления ядра атома и активации, увеличивать свою концентрацию с каждым этапом пищевой цепи впервые была обнаружена на Хэнфордском заводе Комиссии по атомной энергии в восточной части шт. Вашингтон в 1950-х годах. Крайне малые (следовые) количества радиоактивного иода, фосфора, цезия и стронция, выпускавшиеся заводом в реку Колумбия, как оказалось, концентрировались в тканях рыб и птиц. Было обнаружено, что коэффициент накопления (соотношение количества вещества в тканях и в окружающей среде) радиоактивного фосфора в яйцах гусей, гнездящихся на речных островах, равен 2 млн. Таким образом, «безопасные» выбросы в реку могут стать крайне опасными для высших звеньев пищевой цепи.

Пример подобного накопления ДДТ приведен в табл. 3.13. Чтобы сократить численность комаров на Лонг-Айленде, болота много лет опыляли ДДТ. Специалисты по борьбе с насекомыми

благоразумно не применяли таких концентраций, которые были бы непосредственно летальны для рыбы и других животных, но они не учли экологических процессов и длительного сохранения токсичных остатков ДДТ. Вместо того чтобы, как предсказывали некоторые, смываться в море, ядовитые остатки, адсорбированные на детрите, концентрировались в тканях детритофагов и мелких рыб и далее — в хищниках высшего порядка — таких, как рыбоядные птицы. Коэффициент концентрации (отношение содержания ДДТ в организме к содержанию в воде, выраженное в частях на миллион) составляет для рыбоядных животных, по приведенным в табл. 3.13 данным, около 500 000. Изучая модель детритной пищевой цепи, теперь можно понять, что благодаря многократному поглощению с начала детритной пищевой цепи в ней должно накапливаться любое вещество, быстро сорбирующееся на частицах детрита и почвы и растворяющееся в кишечнике. Такое накопление ДДТ на детрите подтверждено У. Одумом, Вудвеллом и Верстером (W. Odum, Woodwell, Wurster, 1969). У рыб и птиц накоплению способствуют значительные жировые отложения, в которых концентрируется ДДТ. Широкое применение ДДТ приводит к уничтожению целых популяций хищных птиц, таких, как скопы, сапсаны, пеликаны, и детритофагов, таких, как манящие крабы. Показано, что птицы особенно чувствительны к отравлению ДДТ, так как этот яд (и другие инсектициды, представляющие собой хлорированные углеводороды) посредством снижения в крови концентрации стероидных гормонов нарушает образование яичной скорлупы (Peakall, 1967; Hickey, Anderson, 1968); тонкая скорлупа лопается еще до того, как разовьется птенец. Таким образом, очень малые дозы, неопасные для особи, оказываются летальными для популяции. Все эти научные доказательства пугающей опасности накопления ДДТ (пугающей потому, что человек тоже относится к хищникам высшего порядка) и его непредвиденных физиологических эффектов в конце концов склонили общественное мнение к тому, чтобы прекратить применение ДДТ и подобных пестицидов. ДДТ был запрещен в США в 1972 г. Диэлдрин, другой устойчивый хлорированный углеводород, был запрещен в 1975 г. Оба этих инсектицида запрещены и в Европе, но, к сожалению, еще производятся для экспорта в те страны, где их использование разрешено. В результате сокращения использования хлорированных углеводородов начали восстанавливаться некоторые популяции птиц (соколов, пеликанов), сильно пострадавшие от этих ядов.

Принцип биологического накопления [см. обзор Вудвелла (Woodwell, 1967)] надо учитывать при любых решениях, связанных с поступлением загрязнений в среду. Многие небиологические факторы, однако, могут уменьшать или увеличивать коэффициент концентрации. Так, человек получает меньше ДДТ,

Таблица 3.13. Пример накопления устойчивого пестицида ДДТ в пищевой цепи. (Woodwell, Wurster, Isaacson, 1967.)

	Остатки ДДТ[1]), млн.$^{-1}$
Вода	0,00005
Планктон	0,04
Хибогнатус	0,23
Ципринодон	0,94
Щука (хищная рыба)	1,33
Рыба-игла (хищная рыба)	2,07
Цапля (питается мелкими животными)	3,57
Крачка (питается мелкими животными)	3,91
Серебристая чайка (падальщик)	6,00
Скопа (яйцо)	13,8
Крохаль (утка, питающаяся рыбой)	22,8
Баклан (питается более крупной рыбой)	26,4

[1]) Имеется в виду общее содержание остатков ДДТ, ДДД и ДДЭ (все они токсичны) в частях на 1 млн. частей сырой массы целых организмов.

чем скопа, и частично это объясняется тем, что при обработке и варке пищи часть этого вещества удаляется. Рыба же находится в особенно опасном положении, потому что может получать ДДТ не только через пищу, но и прямо из воды через жабры.

Использование радиоактивных изотопов при изучении пищевых цепей

Традиционными способами выявления диеты гетеротрофов были наблюдения за питанием и изучение содержимого желудков. Однако эти методы часто неприменимы, особенно для мелких или скрытно живущих животных и для сапротрофов (бактерий, грибов и т. д.). В некоторых случаях для выявления пищевых сетей в природных экосистемах с взаимодействием множества видов могут использоваться изотопные метки. Они оказались полезными, например, для определения того, какие насекомые питаются теми или иными растениями или какие хищники потребляют ту или иную жертву. Примеры такого подхода приведены в работах Одума, Кюнцлера (Odum, Kuentzler, 1963) и Вигерта и др. (Wiegert et al., 1967). Для прослеживания потока энергии в пищевых цепях, трудно поддающихся изучению другими методами, особенно полезными оказались соотношения долгоживущих изотопов углерода. Для C_3-растений, C_4-растений и водорослей характерны различные соотношения $^{13}C/^{12}C$, и эти характерные соотношения передаются тому макро- или микроорганизму, который поедает это растение или растительный детрит. Изучая эстуарные пище-

вые цепи, Хейнс и Монтегю (Haines, Montague, 1979) обнаружили, что устрицы питаются в основном планктонными водорослями, а манящие крабы используют в пищу и бентосные водоросли, и детрит из литоральной травы (C_4-растение). Петерсон и др. (Peterson et al., 1980) считают, что данное соотношение изотопов углерода следует использовать с осторожностью в тех случаях, когда в переработке растительного детрита в пищу для животных участвуют бактерии, поскольку, как показали упомянутые авторы, бактерии могут изменять это соотношение.

Недавно было обнаружено, что соотношение количеств дейтерия (D_2) и обычного водорода (H_2) в тканях и фекалиях животных соответствует этому соотношению в пище. Для разных видов морских водорослей в одном литоральном местообитании, как оказалось, характерно разное соотношение D/H, так что по этому соотношению можно определить, какими видами питаются улитки (Estep, Debrowski, 1980).

5. Качество энергии

Определения

Энергия характеризуется не только количественными, но и качественными параметрами. Не все калории (или другие единицы количества) одинаковы, т. е. одинаковые количества разных форм энергии могут сильно различаться по своему рабочему потенциалу. Высококонцентрированные формы, такие, как энергия нефти, обладают более высоким рабочим потенциалом и соответственно более высоким качеством, чем такие «разбавленные» формы, как солнечный свет, а солнечный свет в свою очередь обладает более высоким качеством по сравнению с еще более рассеянным низкотемпературным теплом. Качество энергии измеряется ее количеством, расходуемым при превращении, или, говоря точнее, количеством определенного типа энергии, затрачиваемым на получение другого типа в цепи превращений энергии, например в пищевой цепи или в цепи превращений энергии, ведущих к получению электричества. По мере того как в этой цепи уменьшается количество энергии, пропорционально на каждом этапе повышается качество той ее доли, которая (после соответствующего теплового рассеяния) действительно перешла в новую форму. Другими словами, при снижении количества повышается качество. Удобным показателем качества может быть количество калорий солнечного света, которое должно рассеяться, чтобы получилась одна калория более высококачественной формы (энергии пищи или древесины, например). Химическая структура источника энергии опосредованно определяет его качество как ис-

точника пищи для консументов. Сравнивая источники энергии, пригодные для непосредственного использования человечеством, надо учитывать не только доступное нам количество, но и качество энергии и, когда это возможно, сопоставлять качество источника с качеством использования.

Объяснения

Принцип качества энергии иллюстрируется на рис. 3.16 двумя схемами потока энергии. Для природной пищевой цепи характерно снижение количества энергии на каждом последующем

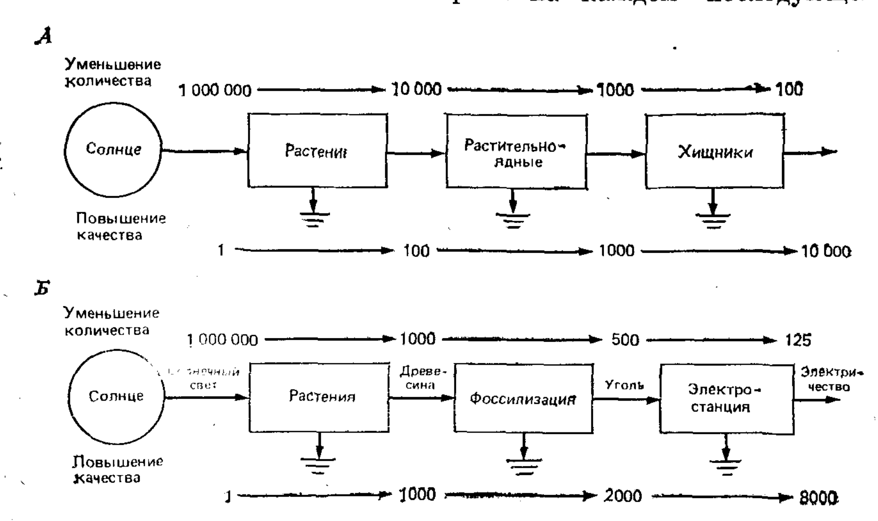


Рис. 3.16. Повышение качества и понижение количества энергии в двух цепях ее переноса, начинающихся с Солнца. (H. T. Odum, 1979.)
А — пищевая цепь. *Б* — цепь использования электроэнергии.

уровне примерно от 10^6 ккал·м$^{-2}$, поступающих от Солнца, до 100 или менее на уровне хищника (вторичного консумента), о чем уже говорилось в предыдущем разделе, но качество энергии, измеренное в количестве рассеянных солнечных килокалорий, возрастает от 1 до 10 000 (рис. 3.16, *А*). Чтобы образовалась 1 ккал биомассы хищника, требуется 10 000 ккал энергии солнечного света, или 100 ккал биомассы травоядного животного. Соответственно качество энергии небольшой биомассы хищников в 100 раз выше, чем такой же биомассы травоядных. Это более высокое качество отражается в управляющем воздействии компонентов, лежащих «ниже по течению» энергии, на компоненты, лежащие выше, о чем говорилось в предыдущем разделе. В сущности, с

точки зрения термодинамики качество энергии измеряется расстоянием, пройденным ею от Солнца. Произведение действительного потока энергии на каком-то уровне на показатель качества называется *затраченной энергией* этого компонента. Доступна ли консументу потенциальная энергия, содержащаяся в компоненте, зависит от *качества ресурса*, например его пищевой ценности, о чем уже говорилось в разд. 4.

На рис. 3.16, *Б* показана энергетическая цепь, приводящая к генерации электричества. По мере продвижения вдоль цепи количество энергии падает, но ее качество, т. е. способность выполнять работу, увеличивается с каждым превращением. Это показано в табл. 3.14 (первая колонка цифр). Как видно из таблицы, качество, или рабочий потенциал ископаемого топлива, в 2000 раз выше, чем рабочий потенциал солнечного света. Иными словами, чтобы солнечный свет выполнял работу, производимую сейчас углем или нефтью, его надо сконцентрировать или повысить его качество в 2000 раз. Человечество не сможет перевести свои автомобили и другие машины, требующие высококачественной энергии ископаемого топлива на солнечную энергию до тех пор, пока оно не найдет способа повышать низкое качество солнечной энергии. Для этого потребуется дорогостоящая технология, пока еще не разработанная. Но солнечную энергию можно использовать непосредственно, без повышения качества, для таких «низкокачественных» работ, как отопление жилых домов и других зданий. Если мы хотим, чтобы цивилизация берегла и эффективно использовала доступные источники энергии, то при разработке будущей стратегии в каждой стране и в мире в целом мы должны руководствоваться важнейшим принципом, а именно подбирать источник энергии такого качества, который соответствовал бы выполнению той или иной работы. При таком подборе горючие ископаемые будут идти только на поддержание работы механизмов, требующих высококачественной энергии. Высокое

Таблица 3.14. Коэффициенты качества энергии. (По H. Odum, E. Odum, 1981.)

Тип энергии	Солнечный эквивалент, кал	Эквивалент горючих ископаемых, кал
Солнечный свет	1,0	0,0005
Валовая продукция растений	100	0,05
Чистая продукция растений в виде древесины	1000	0,5
Горючие ископаемые (подготовленные к использованию)	2000	1,0
Энергия поднятой воды	6000	3
Электричество	8000	4

качество этих ископаемых не будут тратить в котельных и печах, чтобы обогревать дома, поскольку эту работу может выполнить Солнце. Запасы нефти и угля сохранятся гораздо дольше, что позволит выиграть время для разработки других способов получения высококачественной энергии.

Так как горючие ископаемые являются сейчас главной основой энергетических цепей человечества, показатель качества следует выражать в эквивалентных килокалориях горючего ископаемого, а также солнечного света, как показано во второй колонке табл. 3.13. Связь энергии и развития цивилизации рассмотрена подробнее в разд. 10.

6. Метаболизм и размеры особей

Определения

Размер урожая биомассы на корню (выраженный в общей сухой массе или общей калорийности всех организмов, присутствующих в данный момент времени), который может поддерживаться постоянным потоком энергии через пищевую цепь, в значительной степени зависит от размера особей. Чем меньше организм, тем выше его удельный метаболизм (т. е. метаболизм в пересчете на 1 г или на 1 кал биомассы) и тем меньше биомасса, которая может поддерживаться на данном трофическом уровне экосистемы. И наоборот, чем крупнее организм, тем выше биомасса на корню. Так, «урожай» бактерий, имеющихся в любой данный момент, будет гораздо ниже «урожая» рыбы или млекопитающих, хотя эти группы, возможно, используют одинаковое количество энергии.

Объяснения и примеры

У мелких растений и животных — водорослей, бактерий, простейших — удельный метаболизм (на 1 г биомассы) значительно выше, чем у крупных, например деревьев и позвоночных. Это относится и к фотосинтезу, и к дыханию. Во многих случаях самыми важными для метаболизма сообщества оказываются не малочисленные крупные, выделяющиеся своим размером организмы, а многочисленные мельчайшие организмы, часто не различимые невооруженным глазом. Например, метаболизм микроскопических водорослей (фитопланктона), которых в озере в каждый данный момент времени наберется не более нескольких килограммов на гектар, может не отличаться от метаболизма намного большей биомассы деревьев в лесу или травы на лугу. Точно так же несколько килограммов мелких ракообразных (зоопланктон), «пасу-

щихся» на водорослях, могут иметь общее дыхание, равное дыханию многих килограммов пасущейся на лугу коровы.

Интенсивность обмена у отдельных организмов или их ассоциаций часто оценивается по скорости потребления кислорода (или в случае фотосинтеза — по скорости его продукции). У животных наблюдается общая тенденция к увеличению интенсивности обмена в расчете на организм пропорционально степени $^2/_3$ роста объема (или массы); иначе говоря, интенсивность метаболизма на грамм биомассы растет с уменьшением длины (Zeuthen, 1953; Bertalanffy, 1957; Kleiber, 1961). Видимо, подобное соотношение наблюдается и у растений, хотя различия в строении растений и животных затрудняют прямое сравнение объемов и линейных размеров. Связь между массой тела и интенсивностью дыхания на особь и на единицу массы показана на рис. 3.17. Для нас представляет интерес вторая кривая (рис. 3.17, *Б*), поскольку она показывает рост удельной (по массе) интенсивности метаболизма с уменьшением размеров особи. Различные теории, объясняющие эту тенденцию, особое внимание обращают на роль

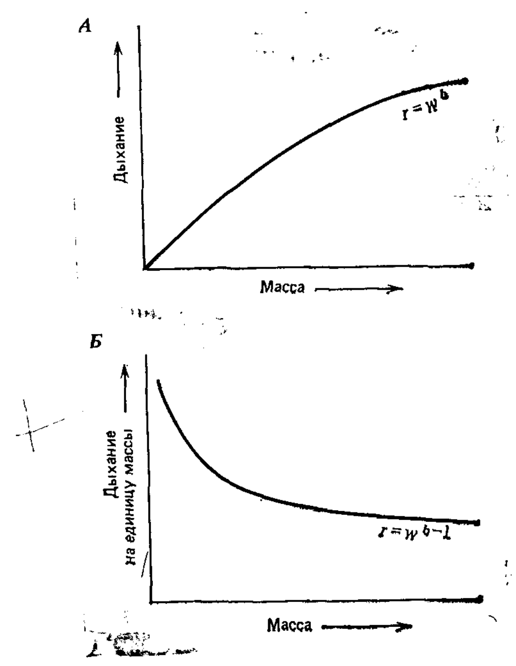


Рис. 3.17. Связь между дыханием и массой тела у одной особи (*А*) и дыханием на единицу массы и массой тела (*Б*). Показатель степени в уравнениях обычно лежит в пределах 0,7—0,8. (С изменениями по Agren, Axelsson, 1980.)

процессов диффузии; действительно, у крупных организмов площадь поверхности, через которую может идти диффузия, на грамм массы меньше, чем у мелких животных. Однако общепринятого объяснения связи между размером и метаболизмом пока нет. Конечно, сравнения следует проводить при одинаковой температуре, так как интенсивность обмена при высокой температуре обычно выше (кроме случаев температурной адаптации; см. с. 261 и 262).

При сравнении организмов, имеющих размеры одного порядка, линейные зависимости, показанные на рис. 3.17, не всегда оказываются справедливыми. Это вполне естественно, потому что на интенсивность метаболизма влияют и многие другие факторы. Например, у теплокровных животных интенсивность дыхания выше, чем у холоднокровных такого же размера. Но это различие относительно мало по сравнению с различием между позвоночными и бактериями. Итак, при одинаковом поступлении энергии с пищей величины урожая на корню холоднокровной растительноядной рыбы в пруду и урожая теплокровных травоядных млекопитающих на суше могут быть одного порядка. Но, как уже указывалось в гл. 2, в воздухе кислорода больше, чем в воде, где он может служить лимитирующим фактором. В общем у водных животных, по-видимому, активность дыхания на единицу массы меньше, чем у наземных животных такого же размера. Такая адаптация вполне может повлиять на трофическую структуру (Misra et al., 1968).

При анализе связи размеров с метаболизмом у растений часто нелегко решить, что же, собственно говоря, считать «особью». Так, большое дерево можно рассматривать как одну особь, но при изучении связи размеров с площадью поверхности «функциональными особями» можно считать листья (вспомним понятие «индекс листовой поверхности»). Изучая разные виды крупных морских многоклеточных водорослей, мы обнаруживаем, что виды с тонкими, или узкими, «ветвями» (т. е. с высоким соотношением поверхность/объем) характеризуются более высоким уровнем продукции пищи на 1 г биомассы, более интенсивным дыханием и поглощением радиоактивного фосфора из воды, чем виды с толстыми «ветвями» (E. Odum, Kuentzler, Blunt, 1958). В этом случае «функциональными особями» являются «ветви» или даже отдельные клетки, а не все растение, которое может быть образовано множеством «ветвей», прикрепленных к субстрату одним ризоидом.

В онтогенезе любого вида также может наблюдаться обратная зависимость между размерами тела и интенсивностью метаболизма. Так, в яйцах интенсивность метаболизма на 1 г массы обычно выше, чем у взрослых особей. По данным Хантера и Вернберга (Hunter, Vernberg, 1955), метаболизм на 1 г массы у

взрослых трематод (паразитические черви) в 10 раз ниже, чем у их мелких личинок церкариев.

Следует помнить, что с увеличением размеров снижается не общий метаболизм особи, а удельный. Взрослому человеку требуется пищи больше, чем маленькому ребенку, но на 1 кг массы взрослый потребляет меньше пищи.

7. Трофическая структура и экологические пирамиды

Определения

В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях (потерь энергии при каждом переносе) и такого фактора, как зависимость метаболизма от размеров особи, каждое сообщество приобретает определенную *трофическую структуру*, которая часто служит характеристикой типа экосистемы (озера, леса, кораллового рифа, пастбища и т. д.). Трофическую структуру можно измерить и выразить либо урожаем на корню (на единицу площади), либо количеством энергии, фиксируемой на единицу площади за единицу времени на последовательных трофических уровнях. Трофическую структуру и трофическую функцию можно изобразить графически в виде *экологических пирамид*, основанием которых служит первый уровень (уровень продуцентов), а последующие уровни образуют этажи и вершину пирамиды. Экологические пирамиды можно отнести к трем основным типам: 1) *пирамида численностей*, отражающая численность отдельных организмов; 2) *пирамида биомассы*, характеризующая общую сухую массу, калорийность или другую меру общего количества живого вещества; 3) *пирамида энергии*, показывающая величину потока энергии и(или) «продуктивность» на последовательных трофических уровнях. Пирамиды численностей и биомассы могут быть обращенными (или частично обращенными), т. е. основание может быть меньше, чем один или несколько верхних этажей. Так бывает, когда средние размеры продуцентов меньше размеров консументов. Напротив, энергетическая пирамида всегда будет сужаться кверху при условии, что мы учитываем все источники пищевой энергии в системе.

Объяснения и примеры

На рис. 3.18 показаны три типа экологических пирамид. Пирамида численностей не имеет особого значения и оказывается не очень поучительной в качестве иллюстративного примера, поскольку в ней выделено относительное значение явлений пищевой цепи и факторов, связанных с размером. Форма пирамиды численностей сильно различается для разных сообществ в зависимости от того, малы (фитопланктон, трава) или велики (дубы) в них продуценты. Кроме того, численность особей на разных уровнях столь различна, что трудно изобразить все сообщество в одном масштабе.

В общем пирамида биомасс лучше показывает соотношения урожаев на корню для экологических групп в целом. Обозначив на последовательных трофических уровнях общую массу особей, обычно можно получить ступенчатую пирамиду, если только организмы не слишком различаются по размерам. Но если организмы низших уровней в среднем значительно меньше организмов высших уровней, то может получиться обращенная пирамида биомассы. Например, в системах с очень мелкими продуцентами и крупными консументами общая масса последних может быть в любой данный момент выше. В таких случаях, хотя через трофический уровень продуцентов проходит больше энергии, чем через уровни консументов (это всегда остается законом), интенсивный обмен и быстрый оборот мелких организмов-продуцентов обусловливают в результате большую продукцию, но малый урожай на корню. Обращенные пирамиды биомассы чаще всего характерны для озер и морей. Растения (фитопланктон) в сумме весят больше своих потребителей (зоопланктона) в периоды высокой первичной продуктивности, например в период весеннего «цветения», но в другие периоды, зимой например, может наблюдаться обратная ситуация. В озерах и в море вторичные и третичные консументы, например рыбы и моллюски, в большинстве случаев крупны и в сумме весят больше продуцентов — фитопланктона.

Из трех типов экологических пирамид пирамида энергии дает наиболее полное представление о функциональной организации сообществ. Число и масса организмов, которых может поддерживать какой-либо уровень в тех или иных условиях, зависит не от количества фиксированной энергии, имеющейся в данное время на предыдущем уровне, а от скорости продуцирования пищи. В противоположность пирамидам численностей и биомассы, отражающим статику системы (т. е. характеризующим количество организмов в данный момент), пирамида энергии отражает картину скоростей прохождения массы пищи через пищевую цепь. На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей, и если учтены все источники энергии, то пирамида всегда будет иметь «правильную форму», как это диктуется вторым законом термодинамики.

Концепция потока энергии не только позволяет сравнивать экосистемы между собой, но и дает средство для оценки относительной роли популяций в их биотических сообществах. В табл. 3.15 приведены оценки плотности, биомассы и скорости

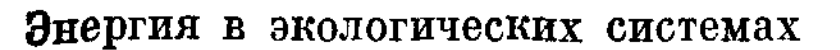
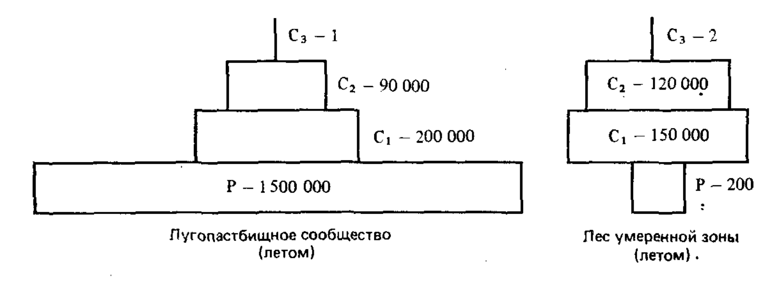
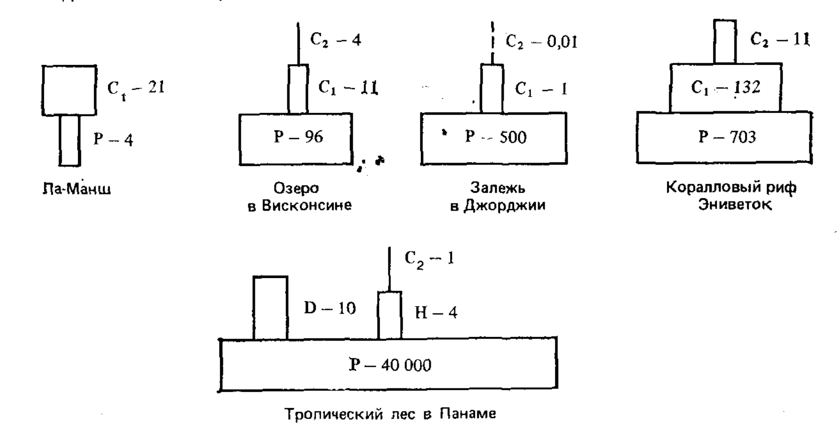


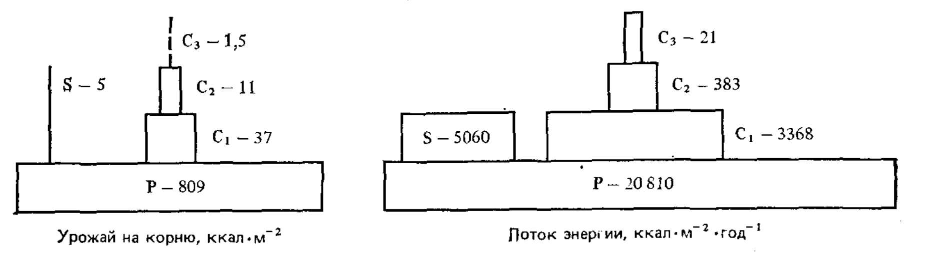
Таблица 3.15. Плотность, биомасса и поток энергии в шести популяциях первичных консументов, различающихся по размеру особей, составляющих популяцию. (По E. Odum, 1968.)

	Приблизительная плотность, число особей на 1 м²	Биомасса, г·м⁻²	Поток энергии, ккал·м⁻² в сутки
Почвенные бактерии	10^{12}	0,001	1,0
Морские веслоногие (*Acartia*)	10^5	2,0	2,5
Литоральные брюхоногие (*Littorina*)	200	10,0	1,0
Кузнечики соленых маршей (*Orchelimum*)	10	1,0	0,4
Полевки (*Microtus*)	10^{-2}	0,6	0,7
Олень (*Odocoileus*)	10^{-5}	1,1	0,5

потока энергии для 6 популяций, различающихся по размеру особей и по местообитанию. Численности в этом ряду варьируют на 17 порядков величины (в 10^{17} раз), биомасса — примерно на 5 порядков (в 10^5 раз), а поток энергии — примерно лишь в 5 раз. Это сравнительное единообразие потоков энергии свидетельствует о том, что все 6 популяций относятся в своих сообществах к одному трофическому уровню (первичные консументы), хотя если судить по численности или по биомассе, то этого предположить нельзя. Можно сформулировать некое «экологическое правило»: *данные по численности приводят к переоценке значения мелких организмов, а данные по биомассе — к переоценке роли крупных организмов*. Следовательно, эти критерии непригодны для сравнения функциональной роли популяций, сильно различающихся по отношению интенсивности метаболизма к размеру особей, хотя, как правило, биомасса все же более надежный критерий, нежели численность. Вместе с тем поток энергии (т. е. $P+R$) служит более подходящим показателем для сравнения любого







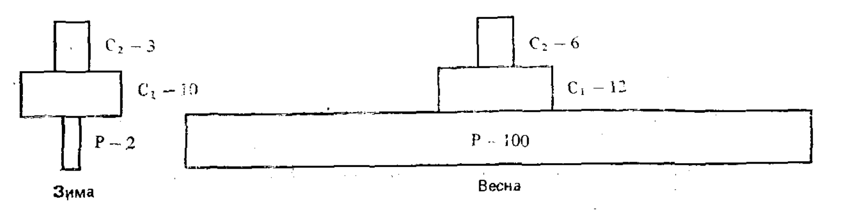


Рис. 3.18. Экологические пирамиды численностей биомассы и энергии в разных экосистемах (от открытых вод до больших лесов). P — продуценты, C_1 — первичные консументы, C_2 — вторичные консументы, C_3 — третичные консументы (верховные хищники), S — сапротрофы (бактерии и грибы), D — редуценты (бактерии, грибы и детритофаги). Пирамиды несколько схематизированы, но каждая основана на данных конкретных исследований. *А.* Лугопастбищное сообщество: данные по растениям — Evans, Cain, 1952; по животным — Wolcott, 1937. Лес умеренной зоны; данные для Уитхэмских лесов близ Оксфорда, Англия (Elton, 1966; Varley, 1970). *Б.* Ла-Манш (Harvey, 1950); озеро в Висконсине, Вебер-Лейк (Juday, 1942); залежь в Джорджии (E. Odum, 1957); коралловый риф (Odum, Odum, 1955); лес в Панаме (Golley, Child, неопубликованные данные). *В.* Силвер-Спрингс (H. Odum, 1957), *Г.* Озеро в Италии (Лаго-Маджоре) (Ravera, 1969).

компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой.

Данные, приведенные в табл. 3.16, — еще одна иллюстрация того факта, что общая численность или биомасса в любой данный момент времени может почти никак не отражать активности редуцентов и других мелких организмов (см. с. 33). Обратите внимание, что благодаря внесению органики количество рассеиваемой энергии возросло в 15 раз, а численность бактерий и грибов — менее чем в 2 раза. Иными словами, увеличилась активность этих мелких организмов, они начали быстрее «проворачивать» энергию, но при этом не произошло пропорционального увеличения их биомассы на корню, как бывает у крупных организмов. Простейшие крупнее бактерий, и их численность выросла заметнее.

Экологические пирамиды как своеобразный вид диаграмм позволяют иллюстрировать количественные отношения в отдельных, представляющих особый интерес частях экосистемы, например в звеньях хищник—жертва или хозяин—паразит. Как уже было сказано, в случае паразитов пирамиды численностей обычно бывают обращенными в противоположность пирамидам биомассы и энергии. К сожалению, на целых популяциях паразитов и сверхпаразитов (паразитов, живущих на других паразитах или в них) не проводилось почти никаких измерений. Все же ясно, что нельзя понимать буквально хорошо известную эпиграмму Джонатана Свифта или шуточный рисунок Гегнера (воспроизведено из книги «Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who Among the Protozoa», R. Hegner, 1938):

Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той — блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка... и так ad infinitum.

Число уровней или ступеней в цепи или пирамиде паразитов не может идти «ad infinitum» — до бесконечности; оно ограничивается и размерными соотношениями, и вторым законом термодинамики.

Хитвейл и Левинс (Heatwale, Levins, 1972) считают, что трофическая структура — фундаментальное свойство каждого сообщества, обычно восстанавливающееся после острых его нарушений. Эти авторы рассмотрели данные Симберлоффа и Уилсона (Simberloff, Wilson, 1969), изучавших повторное заселение членистоногими небольших островков, поросших манграми, в цепи островов Флорида-Кис. Предварительно все членистоногие, жившие в листве, были убиты одной дозой малоустойчивого инсектицида. Хитвейл и Левинс пришли к выводу, что «трофическая структура возвращается к равновесию независимо от видового состава и быстрее его». Другими словами, соотношение численности травоядных и хищников, например, восстанавливается еще до того, как все виды, имевшиеся здесь до обработки инсектицидом, успеют заселить островки. Симберлофф, однако, оспаривает этот вывод, основанный на его данных (Simberloff, 1976), так что эта гипотеза еще нуждается в подтверждении.

Таблица 3.16. Сравнение общего метаболизма и плотности популяции почвенных микроорганизмов при низком и высоком содержании органических веществ в почве. (По Russell, Russell, 1950.)

	Без навоза	С внесением навоза
Рассеиваемая энергия, 10^6 ккал·га$^{-1}$·год$^{-1}$	0,4	6
Средняя плотность популяции, число особей на 1 г почвы		
Бактерии, $\times 10^8$	1,6	2,9
Мицелии грибов, $\times 10^6$	0,85	1,01
Простейшие, $\times 10^3$	17	72

Если экосистема постоянно находится под стрессовым воздействием, трофическая структура может измениться по мере приспособления биотических компонентов экосистемы к хроническим нарушениям. Это произошло, например, в Великих озерах в результате постоянного загрязнения (см. обзор Schelske, 1977).

8. Теория сложности. Энергетика размеров, закон уменьшения отдачи и концепция поддерживающей емкости среды

Определения

По мере того как размеры и сложность системы увеличиваются, пропорционально, но еще быстрее увеличивается энергетическая стоимость поддержания структуры и функции системы. При уд-

воении размеров системы, как правило, более чем вдвое увеличивается количество энергии, которая должна отводиться на уменьшение энтропии, связанной с необходимостью сохранения структурной и функциональной сложности. При увеличении размера и сложности системы проявляется закон *увеличения отдачи,* или *экономия, связанная с масштабами,* например возрастает качество и устойчивость системы к нарушающим воздействиям. Однако при этом наблюдается также *уменьшение отдачи,* или *расходы, связанные с масштабами,* что объясняется увеличением стоимости откачивания неупорядоченности. Такое уменьшение отдачи внутренне присуще большим и сложным системам. Его можно сгладить, улучшив конструкцию системы, что увеличит эффективность превращений энергии, но полностью устранить невозможно. Закон уменьшения отдачи приложим ко всем видам системы. По мере увеличения размеров и сложности экосистемы растет та доля валовой продукции, которую сообщество вынуждено расходовать в процессе дыхания на самоподдержание, и падает та доля, которая может идти на дальнейшее увеличение размеров. Когда уравновесится поступление и расход, дальнейший рост системы прекращается. Количество биомассы, которое может поддерживаться в этих условиях, называется *максимальной поддерживающей емкостью (способностью) среды.* Сейчас накапливается все больше данных, указывающих, что *оптимальная поддерживающая емкость*, способная сохраняться долгое время, несмотря на капризы среды, ниже теоретической максимальной, возможно, на целых 50%.

Объяснения

Опыт работы с физическими сетями, такими, например, как телефонные, показывает, что при увеличении числа абонентов или звонков (C) число необходимых контактов (N) на телефонной станции растет почти как квадрат C, а именно

$$C = \frac{N(N-1)}{2}.$$

В 1950 г. К. Шеннон (Shannon, 1950), работавший в телефонной лаборатории компании «Белл», доказал, что расходы, связанные с увеличением масштабов, — неотъемлемое свойство сетей и что никакой метод построения сети, даже самый хитроумный, не может устранить это свойство. Самое большее, чего можно достичь в контактных сетях, — это уменьшить расходы настолько, что N будет расти в степени 1,5. Теория сложности в приложении к механическим системам рассматривается в работе Пиппенджера (Pippenger, 1978).

Являются ли такого рода расходы, связанные с масштабами, неотъемлемым свойством экосистем, неизвестно, но по крайней мере часть возрастающей платы за сложность компенсируется преимуществами, которые в экономике называются экономией, связанной с масштабами. Метаболизм на единицу массы уменьшается с увеличением массы организма или биомассы леса, так что на единицу потока энергии удается поддерживать больше структурных образований. Добавочные функциональные цепи и петли обратной связи могут увеличить эффективность использования энергии и повторного использования веществ и могут повысить устойчивость или упругость по отношению к нарушающим воздействиям. Как подчеркивалось в гл. 1, возможность появления эмерджентных свойств, в том числе симбиоза между организмами, может увеличить общую эффективность. Но какие бы приспособления ни возникли в системе, общая энтропия быстро увеличивается с ростом размеров. В результате все большая и большая доля общего потока энергии должна отклоняться на дыхание, связанное с поддержанием системы, в связи с чем все меньшая доля остается для нового роста. Когда расходы энергии на поддержание уравниваются с количеством доступной энергии, дальнейший рост прекращается, достигается теоретическая максимальная поддерживающая емкость.

Концепцию поддерживающей емкости можно разъяснить с помощью диаграмм типа показанных на рис. 3.19. Рост размеров и сложности популяций, а также целых экосистем часто идет по S-образной или сигмоидной кривой. Простые математические модели сигмоидного роста рассмотрены в гл. 6. Сейчас следует обратить внимание на две точки на кривой роста: K, верхняя асимптота, соответствует максимальной поддерживающей емкости (определение ее см. на с. 180), а I, точка перегиба, где скорость роста максимальна, дополнительно объясняется на нижней диаграмме рис. 3.19. Специалисты по управлению ресурсами промысловых животных и рыбы часто называют уровень I *максимальным постоянным выходом* или *оптимальной плотностью*, так как, согласно теории, собранная биомасса будет быстрее всего восстанавливаться на этом уровне.

Сложность поддержания максимального уровня (K-уровня) в колеблющихся условиях среды реального мира состоит в том, что неизбежны отклонения от этого уровня: превышения вследствие инерции роста популяции и снижения (хотя бы временные) вследствие периодического уменьшения доступных ресурсов (например, при засухе). Когда уровень становится выше максимального и энтропия превосходит способность системы рассеивать ее, наблюдается уменьшение размеров, или «крушение». Если при этом пострадала производительная способность среды, сам уровень K может временно снизиться (на рис. 3.19 — до уровня K^1)

Как указывалось в разд. 3, мировая проблема снабжения человечества продуктами питания заключается в том, что потребность в них сейчас приближается к максимальной производительной способности Земли при существующих технологических, полити-

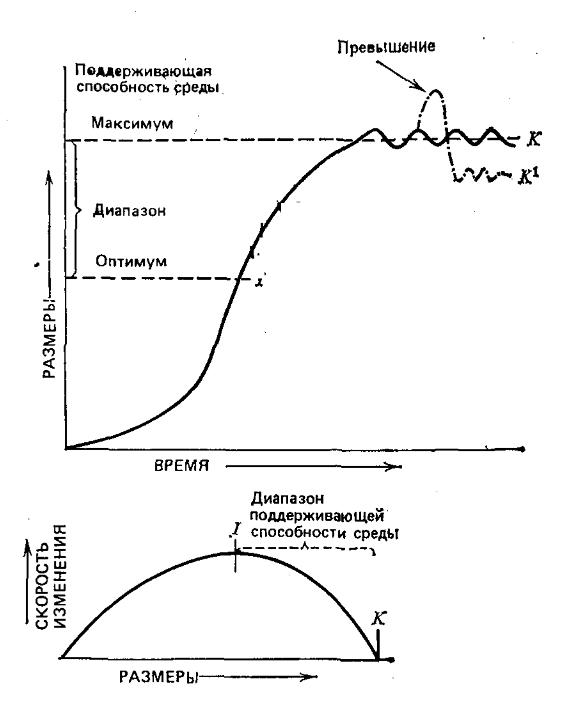


Рис. 3.19. Поддерживающая способность среды и ее связь с сигмоидным **ростом популяции.** ***K*** **— максимальная плотность,** которая может сохраняться на данном пространстве и данной базе ресурсов. Если плотность превосходит этот уровень, то *K* может, по крайней мере временно, понизиться до K^1. *I*, точка перегиба, отмечает уровень, при котором скорость роста максимальна. Это теоретический оптимум, при котором устойчивый урожай популяции дичи или рыбы максимален. Диапазон от *I* до *K* соответствует безопасной или желательной плотности (объяснение в тексте). (С изменениями по McCullough, 1979.)

ческих, экономических и распределительных ограничениях. Любое сильное стрессовое воздействие, например война, засуха или болезнь, которое сократит урожаи хотя бы на год, означает серьезное недоедание или голод для миллионов, еле сводящих концы с концами.

Безопасный допуск уровня максимальной поддерживающей емкости очень невелик. С точки зрения долгосрочной безопасности и стабильности уровень желательной поддерживающей емкости находится где-то между *K* и *I* (диапазон поддерживающей емкости, отмеченный на рис. 3.19).

Примеры

Примеры увеличения и уменьшения отдачи при росте размеров города показаны на графике рис. 3.20. По мере роста города растет заработная плата его обитателей, но ухудшается качество воздуха. Сейл (Sale, 1978) перечисляет другие примеры уменьшения отдачи, связанного с размерами:

1. Повышение расходов на транспорт.
2. Массовая безработица в периоды экономического спада.
3. Более высокая заболеваемость служащих (хроническое воздействие загрязнения воздуха и других загрязнений).
4. Более высокие затраты на поддержание и обслуживание, растущие *быстрее, чем численность населения.*
5. Более высокие затраты на отопление и охлаждение (эффекты «теплового острова» от зданий и бетона).
6. Снижение качества образования.
7. Рост преступности.

Разумный баланс между затратами и выгодами складывается, по-видимому, в городе умеренных размеров с населением около 100 000 человек. Конечно, при определении теоретически оптимальных размеров города надо учитывать много сложных факторов. Как уже отмечалось (с. 89), индустриально-городская экосистема сильно зависит от размеров и емкости среды на входе и среды на выходе, необходимых для поддержания города.

Возможно, в идеале каждый регион США должен иметь один очень крупный город, дающий те культурные преимущества, которыми могут обладать только очень большие города, например музеи, филармонии, высококлассные спортивные команды. Кроме такого города в регионе должно иметься множество небольших городов и городков, обеспечивающих такое качество жизни, которое удовлетворяет большинство людей. Гражданам придется смириться с тем, что крупный центральный город не может сам себя обеспечивать и нуждается в дотациях от штата и федерального правительства — это будет плата за экономические и культурные блага, предоставляемые им всему штату или региону. Если все города будут хорошо забуферены и окружены зелеными поясами и сельскохозяйственными угодьями, которые обеспечат необходимую для жизни среду на входе и непроизводительные затраты, связанные с поддержанием концентрированных потоков энергии, и, кроме того, функционирование городов будет эффективно регулироваться, то невыгодность их существования можно свести к терпимому уровню.

Непрерывный, тянущийся одной полосой город, такой, как занимающий восточное побережье США от Бостона до Вашингтона, серьезно нарушает среду жизнеобеспечения (среда на выходе одного города становится средой на входе соседнего), и его поддержание становится крайне дорогим, так как все сооруже-

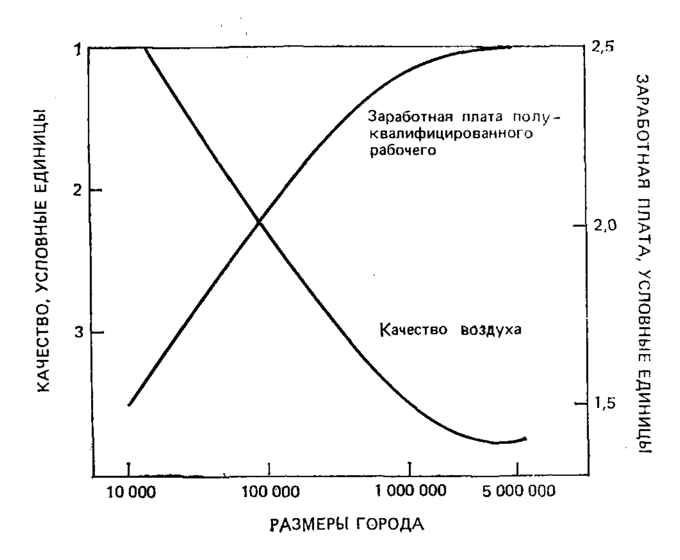


Рис. 3.20. Пример увеличения экономических прибылей и одновременного снижения качества среды по мере увеличения размеров города.

ния, возведенные человеком, стареют и нуждаются в восстановлении и замене. Отходы сваливаются на «задний двор» соседнего города — это явный пример действия закона уменьшения отдачи. Быть может, при планировании развития новых регионов удастся избежать этого синдрома городов, расположенных «спиной к спине».

Рост налогов на душу населения в США — хороший пример действия закона сетей, говорящего об увеличении расходов в степенной зависимости от роста. Как видно из табл. 3.17, штатные и местные налоги сильно коррелируют с плотностью населения и особенно со степенью урбанизации штата. Так, человек, живущий в шт. Нью-Йорк, выплачивает в 3 раза большую налоговую сумму, чем живущий в шт. Миссисипи. «Налоговые бунты» граждан не исправят положения, если они желают жить в крупных городах и не видеть, как эти города приходят в упадок. Такова плата за высокую плотность населения и экономические и культурные блага, которые дает нам город.

Таблица 3.17. Ранговая корреляция между штатными и местными налогами на душу населения и урбанизацией в штатах Атлантического побережья и побережья Мексиканского залива США.

Диапазон налогов в 1976 г., долл.:	
максимальные (шт. Нью-Йорк)	1140
минимальные (шт. Миссисипи)	455
Коэффициенты корреляции между налогами на душу населения и	
плотностью населения (для штата в целом)	$r=0{,}78$; $z=3{,}11$ (высокая достоверность)
размером крупнейшего урбанизированного района	$r=0{,}72$; $z=2{,}67$ (высокая достоверность)
процентом урбанизации [1]	$r=0{,}83$; $z=3{,}31$ (высокая достоверность)

[1] Доля площади штата, занятая урбанизированными районами.

В 1978 г. для сената США Станфордским исследовательским институтом был подготовлен отличный обзор, в котором рассматривались проблемы, связанные с размером городов и качеством жизни (этот обзор был опубликован в протоколах заседаний Конгресса США). Авторы обзора пришли к выводу, что в городах экономические функции максимизированы до такой степени, что не удается одновременно максимизировать социальные и экологические аспекты человеческого существования (вероятно, это вообще невозможно сделать, поскольку, как известно, невозможно оптимизировать противоположные тенденции в одно и то же время в одном и том же месте). В исследовании были использованы интервью и опросы общественного мнения, и эта часть работы позволяет сделать вывод, что если бы горожане действительно обладали свободой выбора, то большинство покинули бы крупные города, но экономические факторы позволяют сделать такой выбор только богатым. Для дополнительного чтения по рассмотренным здесь проблемам можно рекомендовать работы Хендерсона (Henderson, 1974) и Хока (Hoch, 1976).

Среди сравнительно недавних лучших работ, в которых обсуждаются вопросы поддерживающей емкости применительно к животным, по праву считается работа Мак-Каллоха (McCullough, 1979). В 1928 г. в шт. Мичиган в загон площадью 5 км^2 (500 га) была помещена группа оленей в 6 голов. К середине 30-х годов стадо увеличилось примерно до 220 голов. Когда стало ясно, что стадо повреждает среду, выедая слишком много растительности, численность оленей сократили примерно до 115 голов, разрешив выборочный отстрел животных. С тех пор до сего дня численность поддерживают на этом уровне. Мак-Каллох полагает, что

численность около 200 голов (2 га на голову) соответствует *K*-уровню поддерживающей емкости и что популяции оленей имеют тенденцию колебаться около этого максимального уровня. Предоставленные самим себе, олени будут размножаться до предела, допускаемого количеством пищи или другим жизненно важным ресурсом. Популяция же численностью около 100 голов (около 4 га на голову) соответствует *I*-уровню оптимальной плотности (см. рис. 3.17), которая позволяет избежать резких колебаний численности, голодания, болезней, возможного нанесения вреда среде и т. д. У изученного вида роль фактора, благоприятно влияющего на качество популяции за счет количества, играют, по-видимому, хищники. Как мы увидим в гл. 7, в других популяциях выработались механизмы саморегуляции, поддерживающие уровень ниже максимального (иногда называемый «надежной поддерживающей емкостью»).

Изучение потока энергии в муравейнике может дать некоторые сведения об энергетических явлениях, связанных с размером, и о поддерживающей емкости, приложимые также и к *Homo sapiens*. Например, муравьи *Attica colombia*, живущие во влажных тропических лесах, срезают кусочки листьев с растений и уносят их в подземные жилища, где используют в качестве субстрата для выращивания грибов, идущих этим муравьям в пищу. Муравьи ухаживают за своими грибными садами и удобряют их (частично своими экскрементами) почти так же, как крестьяне ухаживают за своими пищевыми культурами. Луго и др. (Lugo et al., 1973) оценили затраты энергии на все основные виды деятельности в муравейнике и пришли к выводу, что поддерживающая емкость (т. е. максимальный размер колонии) достигается тогда, когда приток калорий горючего (в форме собранных листьев) уравновешивает энергетическую стоимость работы, затраченной на срезание и транспортировку листьев, поддержание троп и выращивание грибов. Как отметили исследователи, в крупных колониях в любой момент времени 25% муравьев заняты переноской листьев, а 75% расчищают тропы и ухаживают за грибными садами. Когда эти затраты на поддержание уравновешивают поступление энергии, рост колонии прекращается. Положительная обратная связь с другими организмами (например, с детритоядными, использующими детрит, оставляемый муравьями на почве в лесу) способствует росту листьев, увеличивает эффективность и поддерживающую емкость среды.

Нетрудно оценить поддерживающую емкость среды для сельскохозяйственной общины, ведущей натуральное хозяйство (см. с. 98), поскольку в этом случае энергия поступает в основном из местных ресурсов, а не из удаленных районов. Митчелл (Mitchell, 1979), например, сообщает, что плотность населения в сельской местности в Индии линейно связана с количеством осадков,

от которых в отсутствие ирригации или других субсидий зависит размер урожая. Митчелл отмечает, что при 10 см осадков на 1 га пахотной земли могут прокормиться 2 человека, при 100 см — 4,5 человека, а при 300 см — 6 человек. Другое интересное исследование поддерживающей емкости сельского хозяйства провели Поллард и Горенстейн (Pollard, Gorenstein, 1980), которые на основе документов выявили связь между продукцией кукурузы и плотностью населения в раннемексиканской цивилизации индейцев-тарасков.

Оценить поддерживающую емкость среды для индустриально-городского общества гораздо сложнее, поскольку такие общества поддерживаются большими количествами дополнительной энергии, поступающей издалека и зачастую извлекаемой из запасов, накопленных до появления человечества, например из залежей горючих ископаемых, невозобновляемых запасов подземных вод, девственных лесов и мощных, богатых органикой почв. Интенсивное использование сокращает все эти ресурсы. Одно можно сказать с уверенностью: численность людей, как и оленей, по-видимому, колеблется около максимального уровня, или *K*-уровня, поддерживающей емкости; величина популяции человека имеет тенденцию приближаться то к одному, то к другому пределу или даже слегка превосходить его (в настоящее время такие вызывающие озабоченность пределы—количество продуктов питания и горючих ископаемых). Обратная связь или другие механизмы, которые поддерживали бы оптимальный, а не максимальный уровень численности, пока развиты незначительно. Это, видимо, объясняется двумя причинами: 1) многие жители развитых стран полагают, что наука и техника и в дальнейшем смогут подыскивать замену исчезающим ресурсам и поднимать уровень *K*, и 2) население развивающихся стран часто в силу экономических и социальных причин вынуждено иметь большое количество детей. Поэтому продолжается опасная игра с периодическими превышениями *K*-уровня. Существуют достаточно веские экологические причины, по которым рост человечества следует сдерживать, но сложные социальные, экономические и религиозные проблемы, связанные с этим вопросом, очень затрудняют такой контроль.

Некоторые специалисты по ресурсам полагают, что поддерживающая емкость Земли уже превзойдена (среди них, например, Боргстром, чья книга 1969 года озаглавлена «Нас слишком много»). Самые оптимистичные прогнозы численности человечества показаны тремя сигмоидными кривыми на рис. 3.21. В зависимости от того когда снижающаяся рождаемость сравняется со смертностью, примерно в будущем веке численность населения Земли выйдет на постоянный уровень между 8,5 и 13,5 млрд. человек. Если мы не достигнем такого равновесия, то весьма веро-

ятно, что произойдет резкий спад численности. При существующих ресурсах и поддерживающей емкости Земли численность населения выше 10 млрд. определенно снизит качество человеческого существования.

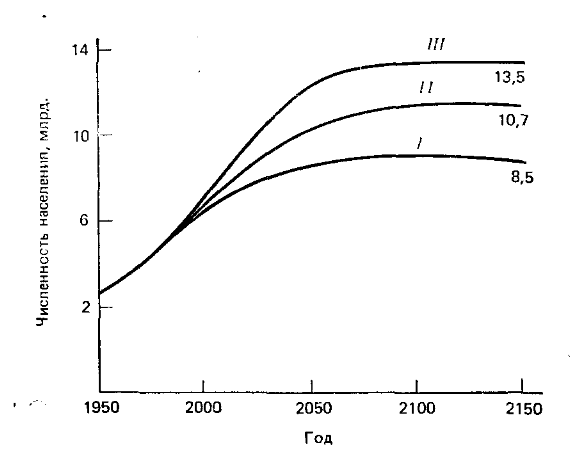


Рис. 3.21. Три прогноза выхода на плато роста численности населения земного шара, если рост станет нулевым (т. е. рождений будет столько же, сколько смертей), в годах: 2000—2006 (*I*), 2020—2025 (*II*) или 2040—2045 (*III*). (По Mauldin, 1980.)

9. Энергетическая классификация экосистем

Определения

Источник и качество доступной энергии в той или иной степени определяют видовой состав и численность организмов, характер функциональных процессов, протекающих в экосистеме, и процессов ее развития, а также образ жизни человека. Поскольку энергия — общий знаменатель и исходная движущая сила всех экосистем, как сконструированных человеком, так и природных, логично принять энергию за основу для «первичной» классификации экосистем. Удобно выделить на этой основе четыре фундаментальных типа экосистемы:

1. Природные, движимые Солнцем, несубсидируемые.
2. Природные, движимые Солнцем, субсидируемые другими естественными источниками.
3. Движимые Солнцем и субсидируемые человеком.
4. Индустриально-городские, движимые топливом (ископаемым, другим органическим или ядерным).

Эта классификация основана на свойствах среды на входе (см. рис. 2.2); она в корне отличается от биомной классификации, основанной на внутренней структуре экосистем, но вместе с тем и дополняет ее (см. гл. 2, разд. 8).

Объяснения

Четыре основных типа экосистем, выделенные по источнику, уровню и качеству энергии, описаны в табл. 3.18. В экосистемах используются два разных источника энергии: Солнце и химическое (или ядерное) топливо. В соответствии с этим удобно выделять *движимые Солнцем* и *движимые топливом* экосистемы, не забывая, однако, что во всех случаях могут использоваться сразу оба источника.

Сравнивая основные типы экосистем, можно рассматривать поток энергии в единицах мощности (вспомним, что единица мощности — это потребление или рассеивание энергии за единицу времени; см. с. 110). Показатель плотности энергии говорит о величине работы, которая выполняется или может выполняться на единице площади экосистемы, а также о величине неупорядоченности, или энтропии, которую система должна рассеивать, чтобы оставаться жизнеспособной. Обратите внимание, что в табл. 3.18 в каждой строке под заголовком «Уровень мощности» приведено две цифры: одна — диапазон количества энергии в килокалориях, другая — соответствующее количество солнечной энергии в килокалориях с учетом ее качества (см. разд. 5 этой главы).

Природные системы, в основном или полностью зависящие от прямого солнечного излучения, можно назвать *движимыми Солнцем несубсидируемыми экосистемами* (категория 1 в табл. 3.18). Они совсем или почти не получают дополнительной энергии, помимо солнечного света. К числу таких экосистем можно отнести открытые океаны, крупные участки горных лесов и грасленды и большие глубокие озера. Часто на них накладываются и другие ограничения, например нехватка элементов питания и воды. Поэтому хотя экосистемы этой обширной группы весьма различны, все они получают мало энергии и имеют низкую продуктивность или способность выполнять работу. Организмы, живущие в таких системах, выработали замечательные адаптации к существованию на скудном пайке энергии и других ресурсов и к эффективному их использованию.

Хотя мощность природных экосистем, относящихся к первой категории, не очень впечатляет, и они не способны поддерживать высокую плотность населения, тем не менее такие экосистемы крайне важны, так как занимают огромные площади (одни лишь океаны покрывают почти 70% площади земного шара). Весь

Таблица 3.18. Классификация экосистем по источникам и уровню поступления энергии

Тип экосистемы	Ежегодный приток энергии (уровень мощности), ккал·м−2
1. Несубсидируемые природные, получающие энергию от Солнца. Примеры: открытые океаны, высокогорные леса. Это — основа системы жизнеобеспечения «космического корабля» Земля.	1 000—10 000 (20 000)
2. Получающие энергию от Солнца, но с естественной энергетической субсидией. Примеры: эстуарии в приливных морях, некоторые дождевые леса. Это природные системы, обладающие естественной плодородностью и характеризующиеся не только высокой поддерживающей способностью, но и производящие излишки органического вещества, которые могут выноситься в другие системы или накапливаться.	10 000—40 000 (20 000)
3. Субсидируемые человеком, получающие энергию от Солнца. Примеры: агроэкосистемы, аквакультура. Это системы, производящие продукты питания и волокнистые материалы и получающие дотации в форме горючего (или других формах), поставляемого человеком.	10 000—40 000 (20 000)
4. Промышленно-городские системы, получающие энергию топлива. Примеры: города, пригороды, индустриализованные зеленые зоны. Это системы, в которых генерируется наше богатство (а также загрязняющие вещества). Главным источником энергии здесь служит не Солнце, а топливо. Эти системы зависят от экосистем первых трех типов, паразитируют на них, получая продукты питания и топливо.	100 000—3 000 000 (2 000 000)

Примечание: Числа в скобках — округленные средние оценки, основанные практически лишь на интуиции, так как экосистемы Земли изучены еще недостаточно для того, чтобы рассчитать средние потоки энергии.

комплекс движимых Солнцем природных экосистем крайне важен для человека; его следует особо ценить, потому что, по сути дела, это основной «модуль жизнеобеспечения», гомеостат, стабилизирующий и поддерживающий условия на «космическом корабле», имя которому Земля. Именно здесь ежедневно очищаются большие объемы воздуха, возвращается в оборот вода, формируются климатические условия, умеряются крайности погоды и выполняется множество других полезных функций. Кроме того, в качестве побочного продукта без всяких затрат или забот со стороны человека здесь производится некоторая доля пищи и волокнистых материалов, необходимых ему. И разумеется, мы еще не сказали о не поддающейся учету эстетической ценности беспредельного океанического пейзажа, о величии нетронутого леса, о необходимости для человека зеленых открытых пространств.

Если помимо солнечного света могут быть использованы какие-то дополнительные источники энергии, плотность мощности может быть значительно повышена, порой даже на порядок величины. Вспомним, что *дополнительная энергия,* или энергетическая субсидия (см. разд. 2), —это энергия из вспомогательного источника, сокращающая расходы на самоподдержание экосистемы и тем самым увеличивающая то количество солнечной энергии, которое может быть превращено в органическую продукцию. Другими словами, несолнечная энергия частично заменяет солнечную, высвобождая ее для производства органических веществ. Источники дополнительной энергии могут быть естественными или искусственными (разумеется, система может получать одновременно оба типа дополнительной энергии). Для простоты классификации в табл. 3.18 выделены типы 2 и 3 — соответственно *движимые Солнцем экосистемы с естественными* и *с искусственными энергетическими субсидиями.*

Прибрежная часть эстуария — хороший пример природной экосистемы с дополнительной энергией приливов, прибоя и течений. Поскольку приливы и течения воды способствуют более быстрому круговороту минеральных элементов питания и перемещению пищи и отходов, организмы в эстуарии могут, так сказать, сконцентрировать свои усилия на более эффективном превращении энергии Солнца в органическое вещество. В самом прямом смысле слова организмы в эстуарии приспособились использовать энергию приливов. Поэтому эстуарии обычно более плодородны, чем, скажем, прилегающий участок суши или пруд, получающий то же количество солнечной энергии, но не имеющий преимущества, связанного с поступлением вспомогательной энергии приливов или других ее видов, обусловленных течением воды. Вспомогательная энергия, увеличивающая продуктивность, может поступать в самых разнообразных формах, например в тропическом дождевом лесу — в форме ветра и дождя, в небольшом озере — в форме потока воды из ручья, или поступающих с площади водосбора органических веществ и минеральных элементов.

Человек, разумеется, давно научился изменять природу и использовать вспомогательные источники энергии для получения прямой выгоды, а его умение не только увеличивать продуктивность, но и направлять эту продуктивность на производство пищевых и волокнистых материалов, легко собираемых, перерабатываемых и используемых, постоянно растет. Наземные и водные агроэкосистемы — основные примеры *систем, движимых Солнцем и субсидируемых человеком* (тип 3 в табл. 3.18). Высокие выходы пищи поддерживаются большими поступлениями энергии топлива (а при более примитивных системах сельского хозяйства — мы-

шечных усилий человека и животных). Эта энергия тратится на возделывание, орошение, удобрение, селекцию и борьбу с вредителями. Следовательно, тракторное горючее, а также мышечные усилия человека и животных — это такая же энергия, поступающая в агроэкосистемы, как солнечный свет, и ее можно измерять в калориях или лошадиных силах, причем надо учитывать расходы этой энергии не только в поле, но и при переработке и транспортировке пищи до магазина. Как удачно выразился Г. Одум (H. Odum, 1971), хлеб, рис, кукуруза и картофель, которые человечество использует в пищу, «частично сделаны из нефти». Вот почему горючее или другая аналогичная вспомогательная энергия совершенно необходимы для производства продуктов питания.

В табл. 3.18 продуктивность, или уровень мощности природных и субсидируемых человеком экосистем, движимых Солнцем, указаны в одной графе. Приведенные оценки основаны на том факте, что самое продуктивное сельское хозяйство находится примерно на уровне самых продуктивных природных экосистем: по-видимому, верхний предел для любой постоянной, длительно функционирующей системы, основанной на фотосинтезе, составляет примерно 50 000 ккал·м$^{-2}$·г$^{-1}$. Действительное различие между природными и искусственными экосистемами состоит лишь в распределении этого потока энергии. Человек старается направлять как можно больше энергии на производство продуктов питания, которые он может немедленно использовать, а природа обычно распределяет продукты фотосинтеза между многими видами и веществами и накапливает энергию «на черный день»; эта так называемая «стратегия повышения разнообразия в целях выживания» будет рассмотрена далее.

Экосистема, движимая топливом (тип 4 в табл. 3.18), называемая также индустриально-городской, — венец достижений человечества. Здесь высококонцентрированная потенциальная энергия топлива не просто дополняет, а заменяет солнечную энергию. При современных методах ведения городского хозяйства солнечная энергия в самом городе не только не используется, но становится дорогостоящей помехой, так как она нагревает бетон и способствует образованию смога. Пищу, продукт систем, движимых Солнцем, можно считать внешней по отношению к городу, поскольку подавляющую ее часть ввозят извне. По мере роста цен на горючее города, видимо, станут больше интересоваться использованием солнечной энергии. Возможно, возникнет новый тип экосистемы — экосистема города, движимого Солнцем с вводом вспомогательной энергии горючего. Было бы, вероятно, целесообразно разработать новую технологию, которая позволит концентрировать солнечную энергию до такого уровня, чтобы она могла не просто дополнять энергию топлива, но частично заменять ее.

Надо особо выделить два свойства экосистем, движимых горючим. Наиболее важное из них — огромная потребность в энергии плотно населенных индустриально-городских районов; она по меньшей мере на 2—3 порядка больше того потока энергии, который поддерживает жизнь в естественных или полуестественных экосистемах, движимых Солнцем. Вот почему множество людей могут жить на небольшой площади города. Килокалории энергии, ежегодно протекающие через квадратный метр индустриализованного города, считаются не тысячами, а миллионами (см. табл. 3.19). Таким образом, 1 га высокоразвитой движимой горючим городской среды потребляет в год около 2,2 млрд. килокалорий (2,2·10^9) или более. Нагляднее будет представить эти расходы энергии в пересчете на душу населения. В 1970 г. в США было потреблено 17,4·10^{15} ккал (69·10^{15} Btu) энергии топлива (в том числе пошедшего на производство электричества). Разделив это число на 200 млн. человек, получим около 87 млн. ккал на человека в год. Напомним, что человеку требуется в год всего 1 млн. ккал энергии пищи. Следовательно, на домашнее хозяйство, промышленность, торговлю, транспорт и другие виды деятельности человека в США расходуется в 86 раз больше энергии, чем требуется для физиологических нужд (т. е. для функционирования организма). Разумеется, в развивающихся странах положение иное. Потребление топливной энергии на душу населения в Индии и Пакистане соответственно в 50 и 100 раз ниже, чем в США.

Таблица 3.19. Плотность потребления энергии, прямо связанной с использованием горючего человеком [1]

	Количество энергии, ккал·м$^{-2}$·год$^{-1}$
Города	
Манхэттен (центр Нью-Йорка)	4,8·10^6
Токио	3,0·10^6
Москва	1,0·10^6
Западный Берлин	1,6·10^5
Лос-Анджелес	1,6·10^5
Крупные индустриальные районы	
Индустриальный район ФРГ	7,7·10^4
Бассейн Лос-Анджелеса	5,7·10^4
Япония (вся страна)	2,3·10^4
Великобритания	9,2·10^3
14 восточных штатов США	8,4·10^3
США (в целом)	1,8·10^3
Среднее по всему земному шару	100

[1] Сравните эти величины с солнечной энергией, достигающей поверхности Земли: в зависимости от широты она колеблется от 1 до 2·10^6 ккал·м$^{-2}$·год$^{-1}$.

В таких странах мышечная сила человека и животных все еще играет большую роль, чем сила машин, и на производство продуктов питания, волокон и древесины приходится гораздо большая доля общего энергетического потока страны.

10. Энергия, деньги и цивилизация

Определения

История цивилизации теснейшим образом связана с доступными источниками энергии. Охотники и собиратели входили в природные пищевые цепи экосистем, движимых Солнцем, и достигали наибольшего процветания в природных системах с естественным притоком энергии, таких, как прибрежные и речные. С развитием наземного и водного сельского хозяйства, когда человек усовершенствовал свое умение выращивать растения, одомашнивать животных и снабжать вспомогательной энергией процесс производства съедобной для него первичной продукции, поддерживающая способность среды сильно выросла. В течение многих веков основным источником энергии было дерево и другая биомасса: величественные пирамиды и соборы, города и деревни были построены на энергии биомассы с использованием физического труда животных и человека, хотя труд человека был при этом, как правило, рабским. Этот долгий период можно назвать эрой мышечной силы. Потом наступила продолжающаяся и сейчас эра горючих ископаемых, которые обеспечили столь обильный приток энергии, что население Земли стало удваиваться примерно каждые полвека. Работа «механических слуг», приводимых в движение бензином и электричеством, постепенно заменила физический труд человека и животных (по крайней мере в развитых странах). До недавнего времени казалось вероятным, что после исчерпания горючих ископаемых начнется эра атомной энергии. Но, во всяком случае пока, на откачивание неупорядоченности, связанной с этим источником энергии, приходится тратить столько усилий, что будущее этого источника энергии непредсказуемо. Рассматривая различные возможные источники энергии, необходимо помнить, что во всех без исключения случаях для того, чтобы сконструировать источник энергии и поддерживать поступление из него пригодной к использованию энергии, приходится также затрачивать энергию. Поэтому лучшими следует считать такие источники, которые обеспечат наибольший чистый выход энергии, т. е. максимальное количество энергии, пригодной для выполнения работы после того, как мы произвели необходимые энергетические расходы. Кроме того, важно подбирать для каждой цели источник энергии соответствующего качества (см. разд. 5).

Деньги превратились в мощную движущую силу еще на заре развития цивилизации. Поток денег обратен потоку энергии в том смысле, что они текут из городов и деревень в обмен на энергию и другие ресурсы. Но в отличие от энергии для денег характерна оборачиваемость. По крайней мере теоретически, деньги могут быть превращены с учетом качества в соответствующие энергетические единицы (например, калории), чтобы выразить в деньгах ценность ресурсов и услуг, предоставляемых нам природой. Недостаток существующих сейчас любых политико-экономических систем состоит в том, что они имеют дело в основном с производимыми человеком товарами и услугами и не оценивают не менее необходимые для жизни природные ресурсы и услуги, не вполне осознавая их значение. Эти ресурсы и услуги остаются вне монетарной системы. Большинство экологов и экономистов согласны в том, что срочно необходимо преодолеть разрыв между рыночными и нерыночными ценностями, иными словами, исправить тот недостаток рынка, что он не имеет дела с природными ресурсами и услугами. Ведь обе эти категории ценностей взаимозависимы!

Объяснения

В своем развитии человеческое общество прошло через четыре типа экосистем, описанных в табл. 3.18. В последних десятилетиях XX века та часть мира, которая в крупных масштабах потребляет нефть и другие горючие ископаемые, функционирует в основном как экосистема, движимая горючим, тогда как другая часть мира, именуемая третьим миром, остается зависимой главным образом от биомассы (пищи и древесины) в качестве основного источника энергии, дополняя его легкими топливными маслами, и, таким образом, находится на стадии экосистемы, движимой Солнцем. Как уже отмечалось, несмотря на всемирные усилия уменьшить пропасть между доходами на душу населения в странах с большими и малыми энергетическими расходами, эти различия, вызывающие опасные социальные, экономические и политические конфликты, продолжают увеличиваться.

На первой Международной конференции по мирному использованию атомной энергии, проходившей в Женеве в 1955 г., председатель конференции, ныне покойный Хоми Дж. Бхабха из Индии, описал три эры человечества: эру мышечной силы, эру горючих ископаемых и атомную эру. Бхабха красноречиво выразил свою веру в то, что благодаря всеобщей доступности атомной энергии атомная эра ликвидирует пропасть между богатыми и бедными нациями. Но мечта о равном и обильном притоке энергии атома для всех пока остается мечтой, так как оказалось, что подключение к огромному потенциалу атомной энергии приносит нам гораздо больший «потенциал неупорядоченности», чем можно было пола-

гать в 1955 г. К. Уилсон, первый председатель Комиссии по атомной энергии США, очень точно обрисовал проблему в своей статье, названной «В чем мы ошиблись?» (Wilson, 1979). Он писал: «По-видимому, никто не понимал, что если все части системы не пригнаны друг к другу как следует, может оказаться, что ни одна из этих частей не приемлема». Пока «не пригнан, как следует», весь цикл получения атомной энергии от добывания сырья до устранения отходов и не найдены новые, лучшие способы извлечения энергии атома, наступление атомной эры по меньшей мере откладывается. А тем временем нам следует серьезно подумать о возврате к солнечной энергии и о более эффективном (менее расточительном) использовании остающихся горючих ископаемых, чтобы продлить их запас на много лет.

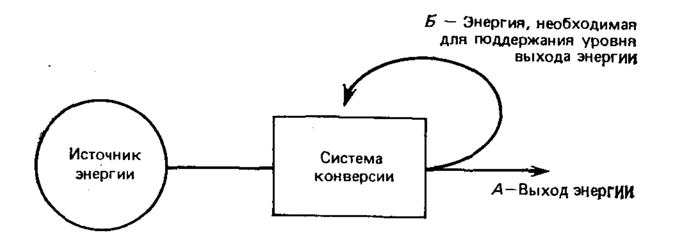


Рис. 3.22. Концепция чистой энергии. Если нужно, чтобы источник и система конверсии давали чистую энергию, то *А* (выход энергии) должен быть больше, чем *Б* (энергия обратной связи, необходимая для поддержания выхода).

Поскольку для обеспечения количества и качества энергии, необходимого для поддержания современной цивилизации, также нужна энергия, выбор ее источников на ближайшее будущее надо основывать на поисках лучшего выхода с наименьшей энтропией. Необходимо оценивать чистый выход энергии после вычета энергетической стоимости преобразований энергии. Концепция чистого энергетического выхода иллюстрируется диаграммой на рис. 3.22. Чистый выход энергии из источника равен потоку энергии *А* минус то количество энергии *Б*, которое надо подать обратно для поддержания этого потока. Инженеры иногда называют *Б* «энергетическим штрафом». Энергетические потоки, производящие больше высококачественной энергии, чем они используют, дают *чистую энергию*. Чтобы источник функционировал достаточно долго, чистый выход энергии должен как минимум в два раза превышать «штраф»; иными словами, *соотношение выходов энергии* должно равняться 2 или более. Например, если для извлечения 12 ед. нефти путем глубокого бурения океанского дна требуется израсходовать 10 ед. горючего, ясно, что такой источник не приведет к надежному решению проблемы нехватки энергии.

Другими словами, вопрос не в том, много ли нефти в недрах Земли или сколько энергии высвобождается при расщеплении ядер урана, а в том, сколько на самом деле высококачественной энергии можно получить из этих источников *после того, как будут уплачены все «энергетические штрафы», связанные с необходимым рассеиванием энтропии*, в том числе с охраной здоровья людей и сохранением целостности глобальных систем жизнеобеспечения? Так что потребителя здесь, как и в случае биологической продуктивности, должно заботить не *валовое*, а *чистое* количество. Анализ этих концепций приведен в работе H. Odum, E. Odum, 1981.

Деньги определенно можно считать одним из самых важных изобретений человека; сейчас на них основывается принятие решений на всех уровнях общества. Потоки денег и энергии тесно взаимосвязаны в том смысле, что поток денег противоположен потоку энергии (рис. 3.23). Как подчеркнуто в параграфе «Определения», деньги совершают круговорот, а энергия — нет. Тем не менее деньги можно с учетом качества энергии приблизительно пересчитывать в единицы энергии; возможен и обратный пересчет, поскольку стоимость товаров и услуг тесно связана с тем, сколько энергии пришлось на них затратить. К сожалению, как видно из рис. 3.23, *А*, деньги могут участвовать в расчетах только после того, как природные ресурсы превращены в товар или оказываемые человеком услуги, так что работа природы, поддерживающей все ресурсы, не оценивается. В показанном на схеме примере из всей цепи продукции в деньгах может быть выражен только улов рыбы и продукты ее переработки, а вся энергия и работа, выполняемая эстуарием для поддержания биомассы и для оказания других полезных услуг, таких, как очистка и повторное использование воздуха и воды, остаются абсолютно вне монетарной системы. Было высчитано, что если оценить стоимость всей полезной для человека работы эстуария в универсальной «энергетической валюте», а потом перевести ее в обычные деньги, то 1 га плодородного эстуария стоил бы во много раз больше, чем снимаемый с него урожай (Gosselink, Odum, Pope, 1974). Хотя такой подход многих экономистов и не устраивает (Shabman, Batie, 1979), почти все согласны с тем, что рыночная экономика отказывает, когда дело доходит до распределения природных ресурсов. К. Боулдинг (Boulding, 1962, 1964), Джорджеску-Реджен (Georgescu-Roegen, 1971) и Рифкин (Rifkin, 1980) приводят много доводов в пользу более холистической экономики («экономика космического корабля», по выражению Боулдинга) и большего внимания к роли закона энтропии в экономических взаимодействиях. Таким образом, хотя проблемы преодоления разрыва между «рыночными», т. е. оцениваемыми в деньгах, и «нерыночными» (т. е. неоцениваемы-

А

Суда, сети, труд
Приливы
Солнце
Растения и пищевая цепь
Рыба
Рыболовство
$
$
Продажа рыбы

Работа эстуария по поддержанию рыболовства и другие ценные услуги (неоцененные ценности)

Их стоимость в пересчете на энергию в долларах — порядка 10^3 $ с 1 акра в год

Стоимость рыбопродуктов (в том числе добавляемая при переработке) в долларах — порядка 10^2 $ с 1 акра в год

Б

ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ
КОНВЕРСИЯ ЭНЕРГИИ
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ
Горючие ископаемые, уран
Техническая конверсия
$
Мировая экономика
„Одомашненные" экосистемы (сельское и лесное хозяйство)
$
Энергия солнечного излучения
Природные экосистемы

Рис. 3.23. *А*. Обычно деньги начинают иметь отношение к рыбе только после того, как она поймана; работа эстуария по производству рыбы не оценивается никакой стоимостью. Но общая стоимость эстуария с учетом той полезной работы, которую он выполняет для людей, по меньшей мере в 10 раз выше стоимости собираемых в нем продуктов; сплошными стрелками показаны потоки энергии; штриховыми — потоки денег. (Gosselink, Odum, Pope, 1974.) *Б*. Система обеспечения человечества энергией. Потоки денег (обозначены S) сопровождают потоки энергии, идущие от искусственных и «одомашненных» экосистем, но не от природных.

ми) ценностями обсуждаются уже не менее двух десятилетий, практических мер было принято мало. Произведенные товары и оказываемые услуги продолжают оцениваться очень высоко, а не менее важные природные блага и услуги продолжают оставаться вне рассмотрения экономики или по крайней мере сильно недооцениваются. Как подчеркивает Браун (Brown, 1979), мировая экономика в конечном счете зависит от некоторых основных экосистем — морских, лесных, сельскохозяйственных. По мере того как эти ресурсы истощаются или подвергаются сильным стрессовым воздействиям, начинает страдать и мировая экономика; товары и услуги становятся все дефицитнее, их производство или сохранение стоит все дороже, что приводит к инфляции во всем мире.

На рис. 3.23, *Б* разъясняется невозможность оценить в денежной стоимости жизненно важные для человека современного общества потоки энергии. Показаны два основных источника энергии и три основные системы ее трансформации, играющие огромную роль в жизни всего человечества. Оборачиваясь, деньги оплачивают, так сказать, техническую работу индустриально-городской системы, а также товары и услуги агроэкосистем, но не оплачивают не менее необходимые поступления благ и услуг из природных экосистем. Хотя экономисты и экологи по-разному воспринимают недостатки рыночной экономики и способы исправления этих недостатков, они в целом согласны, что экономическая теория в соединении с правильно понимаемой энергетической теорией позволяет включить «бесплатную» работу природы в разряд экономических ценностей и таким образом повысить экономическую систему до уровня экологической.

Книги Мисхена «Технология и рост» (Mishan, 1970), Эллала «Технологическое общество» (Ellul, 1967) и Шумейкера «Красота малого» (Schumacher, 1973) остро критикуют недостатки экономики в техническом обществе. Более позитивные подходы, стремящиеся перекрыть «пропасть недоверия» между экономическим и экологическим мышлением, кроме работ, уже указанных в этом разделе, можно найти в трудах Г. Одума (H. Odum, 1972, 1973), Дейли (Daly, 1973), Уэстмена (Westman, 1977), Андерсона (Anderson, 1977), Айреса (Ayres, 1978) и Смита и Кратиллы (Smith, Krutilla, 1979). Особенно обещающий подход основан на использовании понятия затраченной энергии (определение см. на с. 170) как общего знаменателя благ и услуг, производимых человеком и природой. Констанца (Constanza, 1980) недавно использовал анализы поступления и выхода для расчета общей (прямой и непрямой), т. е. затраченной энергии, необходимой для производства товаров и услуг в экономике США, и показал, что во многих секторах экономики существует тесная связь между затраченной энергией и стоимостью в долларах. Обсуждение новых подходов в экономике продолжено в гл. 8, разд. 7, и в эпилоге.

ГЛАВА 4

Биогеохимические циклы. Принципы и концепции

1. Структура и основные типы биогеохимических циклов

Определения

Химические элементы, в том числе все основные элементы протоплазмы, обычно циркулируют в биосфере по характерным путям из внешней среды в организмы и опять во внешнюю среду. Эти в большей или меньшей степени замкнутые пути называются *биогеохимическими циклами*. Движение необходимых для жизни элементов и неорганических соединений можно назвать *круговоротом элементов питания*. В каждом круговороте удобно различать две части, или два «фонда»: 1) *резервный фонд* — большая масса медленно движущихся веществ, в основном небиологический компонент, 2) *подвижный, или обменный, фонд* — меньший, но более активный, для которого характерен быстрый обмен между организмами и их непосредственным окружением. Если иметь в виду биосферу в целом, то биогеохимические циклы можно подразделить на два основных типа: 1) *круговорот газообразных веществ* с резервным фондом в атмосфере или гидросфере (океан) и 2) *осадочный цикл* с резервным фондом в земной коре.

Объяснения

Как подчеркивалось в гл. 2, разд. 2, экологам следует изучать не только организмы и их связи со средой, но и основные свойства неживой среды в их связи с организмами. Мы уже видели, как две части экосистемы, биотическая и абиотическая, эволюционируя совместно, влияют друг на друга (гл. 2, разд. 4). Известно, что из 90 с лишним элементов, встречающихся в природе, 30—40 требуются живым организмам. Некоторые элементы, такие, как углерод, водород, кислород и азот, необходимы организмам в больших количествах, другие — в малых или даже в ничтожных количествах. Какова бы ни была потребность в них, жизненно важные для

организмов элементы (как, впрочем, и другие элементы) участвуют в биогеохимических циклах. Элементы, не имеющие столь существенного значения, хотя и не так тесно связаны с организмами, но также участвуют в круговоротах. Часто они движутся теми же путями, что и незаменимые элементы, из-за своего химического родства с последними. Примеры будут рассмотрены в разд. 6.

«Био» относится здесь к живым организмам, а «гео» — к горным породам, воздуху и воде. Геохимия изучает химический состав Земли и миграцию элементов между различными частями земной коры и океанами, реками и другими водными массами. Вопросы геохимии с экологической и холистической позиций и с использованием понятий *ландшафтной геохимии* обсуждает в своем обзоре Фортескью (Fortescue, 1980). Концепцию ландшафтной геохимии предложил русский ученый Б. Б. Полынов (1937); эта концепция рассматривает роль химических элементов в синтезе и распаде различных веществ, причем особое внимание в ней уделяется процессу выветривания. В свою очередь *биогеохимия* — термин, впервые предложенный другим русским ученым, В. И. Вернадским, но закрепившийся после ранних монографий Хатчинсона (Hutchinson, 1943, 1944, 1950), — занимается изучением обмена веществ (т. е. их движением в обе стороны) между живыми и неживыми компонентами биосферы. Выдержки из ключевых работ по биогеохимии представлены Помроем (Pomeroy, 1974).

На рис. 4.1 схема биогеохимического цикла дана в сочетании с упрощенной схемой потока энергии, чтобы показать, как однонаправленный поток энергии приводит в движение круговорот вещества. В природе элементы никогда или почти никогда не бывают распределены равномерно по всей экосистеме и не находятся всюду в одной и той же химической форме. На рис. 4.1 резервный фонд (т. е. та часть круговорота, которая физически или химически отделена от организмов) обозначен надписью «Фонд элементов питания», а обменный фонд представлен кольцом, идущим от автотрофов к гетеротрофам и от них снова к автотрофам. Иногда резервный фонд называют «недоступным» фондом, а активный циркулирующий фонд — «доступным» или обменным. Например, агрономы обычно измеряют плодородие почвы, оценивая концентрацию обменных форм элементов питания в той, как правило, небольшой части общего их содержания в почве, которая непосредственно доступна для растений. Такие термины допустимы, если только не понимать их слишком буквально. Любой атом, находящийся в резервном фонде, не обязательно все время недоступен для организмов, так как между доступным и недоступным фондами существует постоянный медленный обмен. Методы, используемые для оценки обменных форм элементов питания при анализе почвы (обычно это экстрагирование слабыми кислотами и щелочами),

дают в лучшем случае лишь грубый или приблизительный результат. При оценке влияния деятельности человека на биогеохимические циклы важны сравнительные объемы резервных фондов. Как правило, изменениям подвержены в первую очередь наиболее малообъемные фонды.

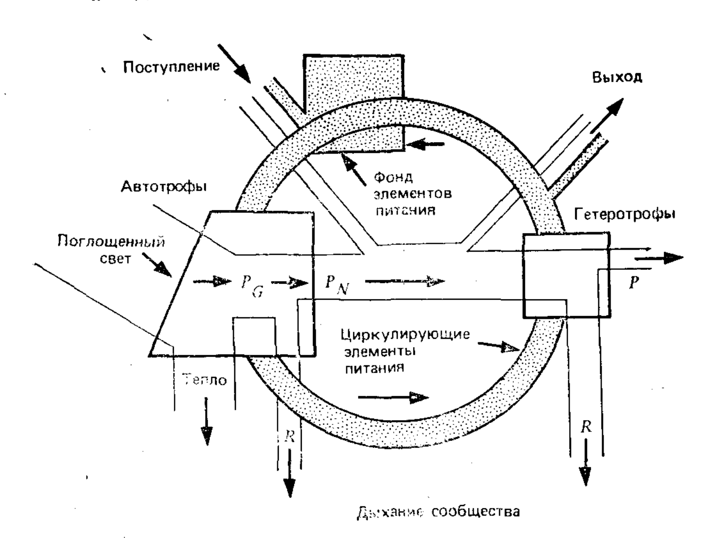


Рис. 4.1. Биогеохимический цикл (кольцо) на фоне упрощенной схемы потока энергии. Обращает на себя внимание тот факт, что вещества вовлечены в процесс круговорота, а энергия течет лишь в одну сторону. P_G — валовая продукция; P_N — чистая первичная продукция, которая может быть потреблена гетеротрофами в самой системе или же экспортирована; P — вторичная продукция; R — дыхание. (E. Odum, 1963.)

Разделение биогеохимических циклов на круговороты газообразных веществ и осадочные циклы основано на том, что некоторые круговороты, например те, в которых участвуют углерод, азот или кислород, благодаря наличию крупных атмосферных или океанических (или же и тех и других) фондов довольно быстро компенсируют различные нарушения. Например, избыток CO_2, накопившийся в каком-либо месте в связи с усиленным окислением или горением, обычно быстро рассеивается воздушными потоками; кроме того, усиленное образование CO_2 компенсируется усиленным ее потреблением растениями и превращением в карбонаты в море. Круговороты газообразных веществ с их большими атмосферными фондами можно считать в глобальном масштабе «хорошо забуференными», поскольку их способность приспосабливаться к изменениям велика. Но способность к саморегуляции даже при таком большом резервном фонде, каким является атмосфера, имеет свои

пределы. Осадочные циклы, в которых участвуют такие элементы, как фосфор и железо, обычно гораздо менее подвержены самоконтролю и легче нарушаются в результате местных пертурбаций, потому что в этих случаях основная масса вещества сосредоточена в относительно малоактивном и малоподвижном резервном фонде в земной коре. Следовательно, если «спуск» совершается быстрее, чем обратный «подъем», то какая-то часть обменного материала на длительное время выбывает из круговорота. Механизмы, обеспечивающие возвращение в круговорот, во многих случаях основаны главным образом на биологических процессах.

Как указывает Хатчинсон в своем классическом труде (Hutchinson, 1948a), человек уникален не только тем, что его организм нуждается в 40 различных элементах, но и тем, что в своей деятельности он использует почти все другие имеющиеся в природе элементы, а также ряд новых, искусственно им созданных. Человек так ускоряет движение многих веществ, что круговороты становятся несовершенными или процесс теряет цикличность и складывается противоестественная ситуация: в одних местах возникает недостаток, а в других — избыток каких-то веществ. Например, мы добываем и перерабатываем фосфатные породы так неосторожно, что отходы производства создают вблизи шахт и заводов сильнейшее локальное загрязнение. Кроме того, с такой же крайней близорукостью мы применяем все больше и больше фосфорных удобрений в сельском хозяйстве, никак не контролируя при этом неизбежное увеличение выноса фосфатов, который сильно вредит нашим водоемам и ухудшает качество воды. О том, что человек является мощным геологическим фактором, говорилось в гл. 2 (см. с. 67).

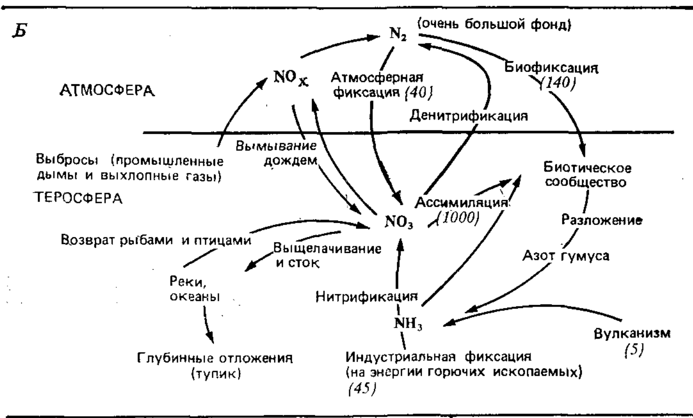
Усилия по охране природных ресурсов в конечном счете направлены на то, чтобы превратить ациклические процессы в циклические. Основной целью общества должно стать «возвращение веществ в круговорот». Начать можно было бы с воды, так как, если мы научимся восстанавливать и поддерживать круговорот воды, мы сумеем взять под контроль и те элементы питания, которые движутся вместе с водой.

Примеры

Для иллюстрации принципа круговорота достаточно трех примеров. Круговорот азота (рис. 4.2) — пример очень сложного и хорошо забуференного круговорота газообразных веществ; круговорот фосфора (рис. 4.4) — пример более простого осадочного цикла с менее совершенной регуляцией. Эти два элемента часто являются очень важными факторами, лимитирующими или контролирующими численность организмов, поэтому их много и подробно изучали. Круговорот серы (рис. 4.5) — удачный пример для иллюстра-

А

ПРОТОПЛАЗМА
Растения
Животные
Бактерии
Синтез белка
Выделение (мочевина и т.д.)
Разрушители (бактерии и грибы)
Азотфиксирующие бактерии и водоросли
Аминокислоты и органические остатки
АЗОТ АТМОСФЕРЫ
НИТРАТЫ
Аммонифицирующие бактерии
Морские птицы и рыбы
Связывание при электрических разрядах и в фотохимических процессах
АММИАК
Мелководные морские отложения
Денитрифицирующие бактерии
Поступление из вулканов
Нитратные бактерии
Нитритные бактерии
Магматические породы
Азот глубинных отложений
НИТРИТЫ



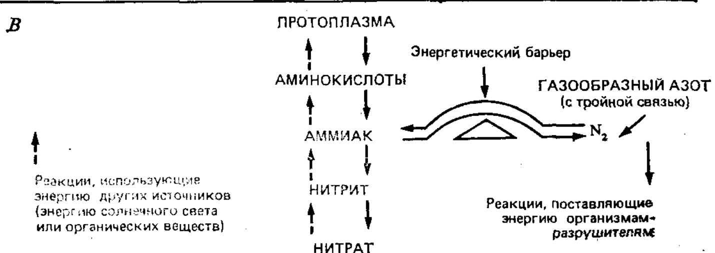


Рис. 4.2. Три способа изображения круговорота азота. Круговорот азота — пример сравнительно хорошо забуференного саморегулирующего цикла с большим резервным фондом в атмосфере. *А*. Циркуляция азота между организмами и окружающей средой; показаны также микроорганизмы, ответственные за ряд ключевых этапов. *Б*. Выделены основные этапы и приведены оценки количеств азота, участвующего в основных потоках. Числа в скобках — тераграммы (1 Тг=10^6 т) в год. *В*. Основные этапы расположены таким образом, что соединения, богатые энергией, находятся вверху; это позволяет сразу отличить этапы, требующие затраты энергии, от этапов, протекающих с ее высвобождением.

ции связи между воздухом, водой и земной корой, так как сера активно циркулирует в каждом из этих резервуаров и между ними. Круговороты серы и азота иллюстрируют ключевую роль микроорганизмов, а также осложнения, вызываемые промышленным загрязнением воздуха.

Круговорот азота. На рис. 4.2 показаны три способа изображения сложного круговорота азота; каждая из схем иллюстрирует какую-то существенную общую особенность или движущую силу. На рис. 4.2, *А* подчеркивается цикличность перемещений и приведены виды микроорганизмов, осуществляющие основные типы обмена азотом между организмами и средой. Азот протоплазмы переводится из органической в неорганическую форму в результате деятельности ряда бактерий-редуцентов, причем каждый вид выполняет свою часть работы. Некоторое количество азота переводится в конце концов в аммиак и нитрат — формы, наиболее пригодные для использования зелеными растениями. Воздух, на 80% состоящий из азота, представляет собой крупнейший «резервуар» и одновременно «предохранительный клапан» системы. Азот постоянно поступает в атмосферу благодаря деятельности денитрифицирующих бактерий и постоянно возвращается в круговорот в результате деятельности азотфиксирующих бактерий или водорослей (биологическая фиксация азота), а также действия электрических разрядов (молний) и других физических процессов, в которых происходит фиксация азота.

На рис. 4.2, *Б* основное внимание обращено на процессы, из которых складывается круговорот азота, а именно фиксация, ассимиляция, нитрификация, денитрификация, разложение, выщелачивание, вынос, выпадение с осадками и т. д. Показаны также некоторые оценки (числа в скобках) ежегодных глобальных потоков азота в этих процессах в тераграммах (1 Тг=10^6 т), в том числе оценки двух потоков, прямо связанных с деятельностью человека, — а именно выбросов соединений азота в атмосферу и промышленной фиксации азота, продукты которой в основном поступают в форме азотных удобрений в пахотные земли. Количество последних довольно велико, оно примерно равно природной фиксации азота в атмосфере, но ниже биологической фиксации (которая, разумеется, увеличивается благодаря использованию в сельском хозяйстве бобовых культур). Так как в последнее время содержание N_2 в атмосфере не менялось, можно думать, что приток азота и его отток из атмосферного резервуара (денитрификация и фиксация) в целом уравновешивают друг друга; возможно, фиксация слегка преобладает.

На рис. 4.2, *В* показаны энергетические взаимоотношения между компонентами круговорота азота, необходимые для функционирования этого круговорота. Ступенчатый процесс разложения белков до нитратов сам служит источником энергии для организмов,

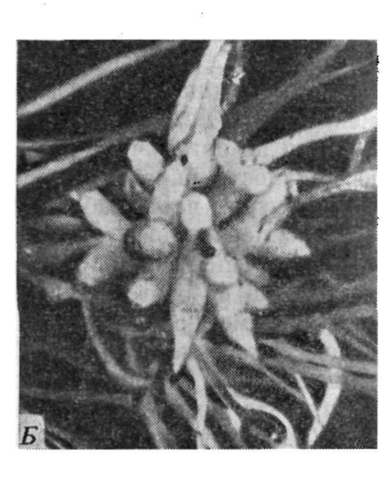


Рис. 4.3. *А.* Клубеньки на корнях бобового растения. В них находятся азотфиксирующие бактерии, являющиеся симбионтами, или мутуалистами, растения. На фотографии показано бобовое — шершавоволосый люпин, разновидность, выращиваемая на Юго-Востоке США (фото Службы охраны почв США). *Б.* Клубеньки, возникающие на корнях древесных небобовых растений под действием азотфиксирующих актиномицетов. Показаны клубеньки на корнях *Camptonia* (семейство лавровых). (Снимок предоставлен доктором J. Torrey.)

осуществляющих это разложение, а обратный процесс требует других источников энергии, таких, как органическое вещество или солнечный свет. Например, хемосинтезирующие бактерии *Nitrosomonas,* превращающие аммиак в нитрит, и *Nitrobacter*, превращающие нитрит в нитрат, получают энергию за счет разложения, а денитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии используют для производимых ими превращений энергию других источников.

Примерно до 1950 г. считалось, что фиксировать атмосферный азот способны лишь следующие немногие, но широко распространенные в природе, роды микроорганизмов:

1. Свободноживущие бактерии — *Azotobacter* (аэроб) и *Clostridium* (анаэроб).

2. Симбиотические клубеньковые бактерии бобовых растений — *Rhizobium* (см. рис. 4.3).

3. Сине-зеленые водоросли, называемые также цианобактериями — *Anabaena, Nostoc,* и другие члены порядка Nostocales.

Затем было обнаружено, что азот фиксируют также пурпурные бактерии *Rhodospirillum* и другие представители фотосинтезирующих бактерий (см. Kamen, Gest, 1949; Kamen, 1953) и что различные близкие к *Pseudomonas* почвенные бактерии также обладают этой способностью (см. Anderson, 1955). Позже было обнаружено, что актиномицеты (особые примитивные грибы) в корневых клубеньках ольхи (*Alnus*) и некоторых других, не относящихся к бобовым, древесных растений фиксируют азот не менее эффективно, чем *Rhizobium* в клубеньках бобовых, хотя актиноризные клубеньки устроены проще и эволюционно менее продвинуты (сравнение азотфиксации двумя типами клубеньков можно найти в работе Tjephema, Winship, 1980). До сих пор вызываемые актиномицетами клубеньки на корнях обнаружены у 160 видов, относящихся к 5 родам и 8 семействам двудольных растений; кроме *Alnus* это *Ceanothus, Comptonia, Elaeagnus, Myrica, Casuarina, Coriaria, Araucaria* и *Ginkgo* (Torrey, 1978). В отличие от бобовых, которые имеют в основном тропическое происхождение, эти фиксаторы азота возникли в умеренной зоне. Большинство этих видов приспособлены к бедным песчаным или болотистым почвам, где доступного для растений азота мало. Некоторые виды, например ольха, могут увеличивать продукцию лесов, если ее сажать вместе с деловыми породами.

У сине-зеленых водорослей (цианобактерий) фиксация азота может происходить как у свободноживущих форм, так и в симбиозах с грибами (в составе некоторых лишайников), или со мхами, папоротниками, а в одном известном случае — с семенным растением. На вайях мелкого плавающего водного папоротника *Azolla* имеются микроскопические поры, наполненные симбиотическими сине-зелеными водорослями *Anabaena,* активно фиксирующими азот (Moore, 1969). Многие века этот папоротник играл важную роль на заливаемых рисовых полях Востока. До высаживания рассады риса залитые поля зарастают папоротником, который фиксирует достаточно азота для снабжения риса в период его созревания. Этот способ, а также стимуляция свободноживущих сине-зеленых водорослей позволяют выращивать рис сезон за сезоном на одном и том же поле, не внося удобрений. Как и в случае бактерий из клубеньков бобовых, симбиотические сине-зеленые водоросли более эффективны, чем свободноживущие [обзор фиксации азота сине-зелеными водорослями дал Питерс (Peters, 1978)].

Ключевой фермент биофиксации — нитрогеназа, катализирующая расщепление молекулы N_2. Этот фермент может и восстанавливать ацетилен до этилена, на чем основан удобный способ измерения азотфиксации в клубеньках, почве, воде и вообще там, где, как полагают, может происходить фиксация. Измерение восстанов-

ления ацетилена, а также использование изотопной метки ^{15}N привели к значительному упрощению методики измерений и позволили установить, что способность фиксировать азот широко распространена у фотосинтезирующих, хемосинтезирующих и гетеротрофных микроорганизмов. Показано даже, что водоросли и бактерии, живущие на листьях и эпифитах влажных тропических лесов, фиксируют заметные количества атмосферного азота, которые, возможно, частично используются самими деревьями. Короче говоря, биологическая фиксация азота свободноживущими и симбиотическими микроорганизмами идет и в автотрофном, и в гетеротрофном ярусах экосистем, и в аэробной, и в анаэробной зонах почвы и донных осадков.

Фиксация азота требует особенно больших затрат энергии, так как много энергии идет на разрыв тройной связи в молекуле N_2 ($N\equiv N$), чтобы с добавлением водорода из воды превратить ее в две молекулы аммиака (NH_3). Бактерии в клубеньках бобовых расходуют на биофиксацию 1 г азота около 10 г глюкозы (примерно 40 ккал), полученной растением в фотосинтезе, т. е. эффективность составляет 10%. Обзор энергетической стоимости фиксации азота дает Гучик (Gutschick, 1978). При промышленной фиксации также расходуется много энергии в форме горючих ископаемых; вот почему килограмм азотного удобрения стоит дороже килограмма большинства других удобрений.

Итак, лишь прокариоты, безъядерные, самые примитивные микроорганизмы, могут превращать биологически бесполезный газообразный азот в формы, необходимые для построения и поддержания живой протоплазмы. Когда эти микроорганизмы образуют взаимно выгодные ассоциации с высшими растениями, фиксация азота значительно усиливается. Растение предоставляет бактериям подходящее местообитание (т. е. корневые клубеньки), защищает микробов от излишка кислорода, который мешает фиксации, и поставляет им необходимую высококачественную энергию. За это растение получает легкоусваиваемый фиксированный азот.

Взаимовыгодное сотрудничество — стратегия, способствующая выживанию, очень распространено в природных системах, и человеку следовало бы перенять ее. И в самом деле, мечта современных специалистов по генной инженерии — индуцировать образование клубеньков у кукурузы, пшеницы, риса и других основных пищевых культур. Если им это удастся, такие самоудобряющиеся культуры позволят сэкономить немало средств и энергии. А пока мы могли бы более эффективно использовать широко распространенные системы фиксации азота, уже появившиеся в эволюции. Например, можно было бы лучше использовать некоторые сорта бобов в сельском хозяйстве, особенно в тропиках. Фиксаторы азота работают активнее всего, когда в среде мало соединений азота, так что внесение азотных удобрений под бобовые практически выключает биофиксацию.

Как показано на рис. 4.2, *Б*, из 10^9 т (1000 тераграммов) азота, которые, по оценкам, усваиваются ежегодно глобальным биотическим сообществом, около 80% возвращается в круговорот с суши и из воды (из теросферы) и лишь около 20% необходимого количества — это «новый» азот, поступающий из атмосферы с дождем и в результате фиксации. Напротив, из азота, поступившего на поля с удобрениями, очень небольшая часть используется повторно; бо́льшая же часть теряется с собираемым урожаем в результате выщелачивания (выноса водой) и денитрификации. Сейчас изучается возможность уменьшения последней статьи расхода с помощью новых синтетических химикатов, которые подавляют деятельность нитрифицирующих бактерий (Huber et al., 1977). Если скорость нитрификации (т. е. превращения аммиака в нитрат) уменьшается, то аммонийные удобрения, сравнительно малоподвижные по сравнению с нитратными, будут оставаться в почве. Но, как всегда, прежде чем рекомендовать к широкому использованию такие химикаты, следует внимательно проверить их влияние на другие организмы и другие процессы круговорота азота, а также влияние их выноса с водой на водные экосистемы. Как сообщает Баррис (Burris, 1978), использование азотных удобрений выросло в США с 1950 г. в 12 раз (с 1 млн. до 12 млн. т). Поскольку урожаи выросли за это время не более чем вдвое, большая часть этого массивного прироста в использовании удобрений пропала зря. Кроме того, излишек нитратов в пище и воде может быть опасным для людей (см. доклад Национальной академии наук США за 1978 г.). Напрасной траты азота и энергии можно избежать, если зерновые культуры перемежать в севообороте или на поле с бобовыми (Heichel, 1978). Более подробные сведения о фиксации азота можно найти в работах Nutman, 1976 и Brill, 1979.

Благодаря механизмам обратной связи, обеспечивающим саморегуляцию (эти механизмы очень упрощенно показаны стрелками на рис. 4.2), круговорот азота относительно совершенен, если рассматривать его в масштабе крупных площадей или всей биосферы. Часть азота из густозаселенных областей суши, пресных вод и мелководных морей уходит в глубоководные океанические отложения и таким образом выключается из круговорота, по крайней мере на время (возможно, на несколько миллионов лет). Эта потеря компенсируется поступлением азота в воздух с вулканическими газами (а также из наших «индустриальных вулканов»). Стало быть, вулканические явления нельзя считать целиком вредными; какая-то польза от них все же есть. Если бы оказалось технически возможным блокировать все вулканы на Земле, то при этом от голода вполне могло бы погибнуть больше людей, чем страдает сейчас от извержений.

14 Заказ № 1383

Круговорот фосфора. По структуре он несколько проще круговорота азота, поскольку фосфор встречается лишь в немногих химических формах. Как показано на рис. 4.4, этот важный и необходимый элемент протоплазмы циркулирует, постепенно переходя из органических соединений в фосфаты, которые снова могут использоваться растениями. Но в отличие от азота резервуаром фосфора

Рис. 4.4. Круговорот фосфора. Фосфор — элемент, относительно редкий по сравнению с азотом. Отношение P:N в природных водах составляет примерно 1 : 23 (Hutchinson, 1944). Химическую эрозию в США оценивают величиной 34 т на 1 км^2 в год. После возделывания целинных земель Среднего Запада на протяжении 50 лет содержание в них P_2O_5 уменьшилось на 36% (Clarke, 1924). Как видно из схемы, возвращение фосфора в почву не компенсировало его потерь, связанных с отложением фосфатов в глубоководных осадках.

служит не атмосфера, а горные породы и другие отложения, образовавшиеся в прошлые геологические эпохи. Породы эти постепенно подвергаются эрозии, высвобождая фосфаты в экосистемы, но большое количество фосфатов попадает в море, отлагаясь частично в мелководных осадках, а частично теряясь в глубоководных. Механизмы возвращения фосфора в круговорот, видимо, недостаточно эффективны и не возмещают потерь. В некоторых районах земного шара сейчас не происходит сколько-нибудь значительного поднятия отложений, а перенос на сушу рыбы не компенсирует поток фосфора с суши в море. В прошлом морские птицы, по-видимому, играли важную роль в возвращении фосфора в круговорот (вспомним колоссальные скопления гуано на побережье Перу). Этот перенос птицами фосфора и других веществ из моря на сушу продолжается и сейчас, но, видимо, не столь интенсивно, как в прошлом.

К сожалению, деятельность человека ведет к усиленной потере фосфора, что делает его круговорот менее замкнутым. Хотя человек вылавливает много морской рыбы, Хатчинсон считает, что в год этим способом на сушу возвращается всего около 60 000 т элементарного фосфора. Добывается же на удобрения ежегодно 1—2 млн. т фосфорсодержащих пород; большая часть этого фосфора смывается и выключается из круговорота. Это не должно нас особенно беспокоить, так как разведанные запасы фосфорсодержащих пород достаточно велики. Но добыча и переработка фосфатов на удобрения местами создает серьезные проблемы с загрязнением среды, что хорошо видно на примере района залива Тампа во Флориде, где имеются огромные залежи фосфатов. В настоящее время больше всего опасений вызывает увеличение концентрации растворенных фосфатов в водных системах из-за усиленного выноса фосфора с промышленно-городскими и сельскохозяйственными сточными водами. В конце концов нам придется серьезно заняться возвращением фосфора в круговорот, если мы не хотим погибнуть от голода. Конечно, быть может, геологические поднятия в ряде районов Земли сделают это за нас, вернув на сушу «потерянные отложения». Но кто знает? Сейчас ведутся эксперименты по «подъему» фосфора в круговорот путем опрыскивания наземной растительности сточными водами или пропускания их через естественные водно-болотистые угодья (травяные болота и болота), вместо того чтобы прямо сбрасывать эти воды в реки. Подробнее об этом см. в работах Боувера (Bouwer, 1968) и Вудвелла (Woodwell, 1977).

Во всяком случае, рассмотрите как следует схему круговорота фосфора. Его важность сильно возрастет в будущем, так как из всех макроэлементов (элементов, необходимых для всего живого в больших количествах) фосфор — один из самых редких в смысле его относительного обилия в доступных резервуарах на поверхности Земли. Фосфор как лимитирующий фактор рассматривается также в гл. 5.

Круговорот серы. На рис. 4.5 приведена подробная схема круговорота серы. Здесь хорошо видны многие основные черты биогеохимического круговорота, например:

1. Обширный резервный фонд в почве и отложениях и меньший — в атмосфере.

2. Ключевую роль в быстро обменивающемся фонде (центральное «колесо» на рис. 4.5) играют специализированные микроорганизмы, между которыми существует разделение труда — каждый вид выполняет определенную реакцию окисления или восстановления (см. подпись к рис. 4.5).

3. Микробная регенерация из глубоководных отложений, в результате которой вверх движется газовая фаза (H_2S), о чем уже говорилось на с. 49.

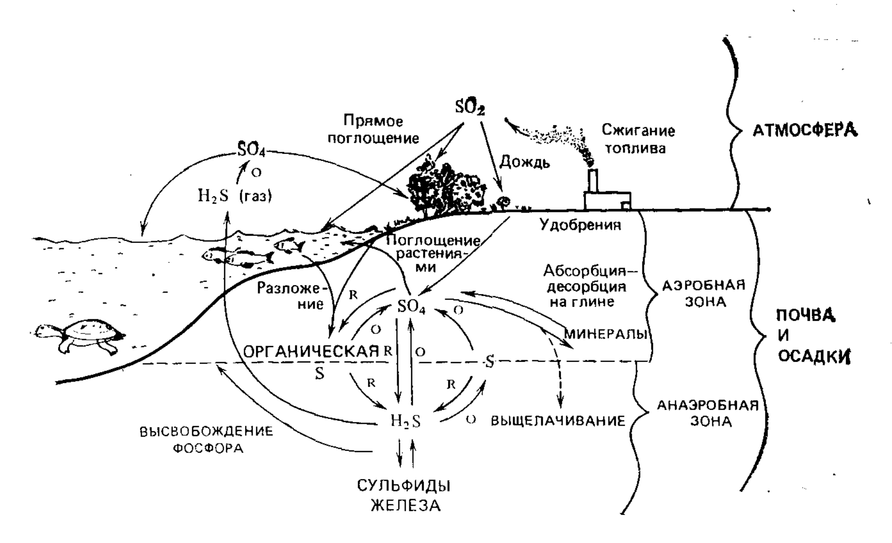


Рис. 4.5. Круговорот серы, охватывающий воздух, воду и почву. «Кольцо» в центре схемы иллюстрирует процессы окисления (O) и восстановления (R), благодаря которым происходит обмен серы между фондом доступного сульфата (SO_4) и фондом сульфидов железа, находящимся глубоко в почве и в осадках. Специализированные микроорганизмы выполняют следующие реакции: $H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4$ — бесцветные, зеленые и пурпурные серобактерии; $SO_4 \rightarrow H_2S$ (анаэробное восстановление сульфата) — *Desulfovibrio;* $H_2S \rightarrow SO_4$ (аэробное окисление сульфида) — тиобациллы; органическая S в SO_4 и H_2S — аэробные и анаэробные гетеротрофные микроорганизмы соответственно. Метаболизм этих различных серобактерий описан в гл. 2. Первичная продукция, разумеется, обеспечивает включение сульфата в органическое вещество, а экскреция животными служит путем возвращения сульфата в круговорот. Двуокись серы (SO_2), выделяющаяся в атмосферу при сжигании горючих ископаемых, особенно угля, является одним из самых опасных компонентов промышленных выбросов.

4. Взаимодействие геохимических и метеорологических процессов (эрозия, осадкообразование, выщелачивание, дождь, абсорбция — десорбция и т. д.) с биологическими процессами (продукция и разложение).

5. Взаимодействие воздуха, воды и почвы в регуляции круговорота в глобальном масштабе.

Сульфат (SO_4), аналогично нитрату и фосфату, — основная доступная форма серы, которая восстанавливается автотрофами и включается в белки (сера входит в состав ряда аминокислот). Экосистеме требуется не так много серы, как азота и фосфора, и сера реже бывает фактором, лимитирующим рост растений и животных. Тем не менее круговорот серы, как было указано в гл. 2, разд. 3, является ключевым в общем процессе продукции и разложения биомассы. Например, когда в осадках образуются сульфиды железа, фосфор из нерастворимой переводится в растворимую

форму («Высвобождение фосфора» на рис. 4.5) и становится доступным для организмов. Это прекрасный пример того, как один круговорот регулируется другим. Регенерация фосфора в круговороте серы наиболее выражена в анаэробных осадках водно-болотистых угодий (Patrick et al., 1973, 1974), которые занимают важное место также и в круговоротах азота и углерода. В гл. 2 мы уже говорили об интересном метаболизме некоторых серобактерий (с. 43 и 46), а в гл. 3 отмечали важность пищевой цепи восстановленной серы (см. рис. 3.11, *Б*).

Влияние загрязнения воздуха. Круговороты азота и серы все больше подвергаются влиянию промышленного загрязнения воздуха. Оксиды азота (N_2O и NO_2) и серы (SO_2) в отличие от нитратов и сульфатов токсичны в различной степени. Обычно эти соединения возникают только как промежуточные продукты в ходе круговоротов соответствующих элементов и в большинстве местообитаний присутствуют лишь в очень малых концентрациях. Но сжигание ископаемого топлива увеличило содержание этих летучих окислов в воздухе, особенно в городах, до такой степени, что они уже становятся опасными для важных биотических компонентов экосистем. Если отравляются растения, рыбы, птицы или микробы, то рано или поздно это повредит и человеку. Эти окислы составляют около одной трети всех промышленных загрязнений воздуха над США. К счастью, принятие закона о чистоте воздуха в 1977 г. и введение более строгих стандартов на допустимые выбросы сократили объем загрязнений, так что Совет по качеству окружающей среды в своем отчете за 1979 г. смог констатировать, что «качество воздуха в США в целом улучшается». Эта тенденция должна развиваться, так как современное положение нельзя назвать «хорошим», оно лишь менее «плохое», чем было.

Основной источник SO_2 — сжигание угля, а NO_2 — выхлопные газы и другие промышленные выбросы. Можно сказать, что в таких выбросах азот «фиксирован», но в более ядовитой форме, чем при естественной биологической фиксации. Двуокись серы вредна для фотосинтеза, что было показано в начале 50-х годов, когда в районе Лос-Анджелеса были обнаружены признаки повреждения листовых овощей, плодовых деревьев и лесов. Гибель растительности вокруг медеплавилен, описанная на с. 38—41, вызывается в основном двуокисью серы. Кроме того, SO_2 реагирует с водяным паром и образует капельки слабой серной кислоты (H_2SO_4), которые падают на землю с *кислым дождем*. Это действительно опасное явление все больше привлекает внимание общественности и исследователей. Кислый дождь — это уже не только местная проблема городов и окружающих районов; его влияние распространилось на девственные районы Адирондака и Аппалачей. Он стал также крупной проблемой в Скандинавии и на севере Европы. Строительство высоких дымовых труб на угольных ТЭЦ уменьши-

ло местное загрязнение воздуха, но во многом ухудшило общее положение, так как, чем дольше окислы остаются в слое облаков, тем больше образуется кислоты. Это хороший пример краткосрочного «быстрого решения» проблемы, которое создало более серьезную долгосрочную проблему. Настоящим средством было бы удаление серы из топлива или из выбросов. Сильнее всего кислый дождь влияет на озера с мягкой водой и на кислые почвы, где нет буферов pH (например, карбонатов, солей кальция и других щелочных соединений). Увеличение кислотности (снижение pH) в некоторых адирондакских озерах сделало их непригодными для жизни рыб.

Окислы азота также угрожают качеству жизни. Они раздражают дыхательные мембраны высших животных и человека. Кроме того, химические реакции с другими загрязнителями обусловливают синергический эффект (общее воздействие продуктов реакции больше суммарного воздействия каждого из реагирующих веществ), увеличивающий опасность. Например, под действием ультрафиолетового излучения Солнца NO_2 вступает в реакцию с продуктами неполного сгорания углеводородов (NO_2 и углеводороды содержатся в большом количестве в выхлопных газах), в результате возникает фотохимический смог, не только раздражающий глаза, но и не менее курения сигарет опасный для здоровья.

Более подробные сведения о круговоротах N, P и S можно найти в шведском обзоре под редакцией Свенсона и Седерлунда (Svenson, Söderlund, 1976). Обзор влияния загрязнения воздуха на растительность дал Козловски (Kozlowski, 1980).

2. Количественное изучение биогеохимических циклов

Определения

Для определения структуры и функции экосистемы важнее оценить скорости обмена или переноса веществ, нежели количество веществ, находящихся в данное время в данном месте. Для понимания круговоротов веществ и лучшей их регуляции человеком необходимо проводить количественное изучение скорости циркуляции и имеющихся запасов. В последние 25 лет с усовершенствованием разнообразных, используемых в экологии современных методов, в том числе метода радиоактивных индикаторов, масс-спектрометрии, автоматического слежения и дистанционных измерений, появилась возможность измерять скорости циркуляции в довольно обширных экосистемах, например озерах и лесах, и приступить к самой важной задаче — получить количественную оценку биогеохимических круговоротов в глобальном масштабе. Применение

радионуклидов также открыло возможность анализа разных частей экосистемы (для составления блоковых схем; см. рис. 1.2) и разработки усовершенствованных математических моделей.

Примеры

Схемы, приведенные на рис. 4.2, 4.4 и 4.5, дают лишь общее представление о биогеохимических циклах. Количественные характеристики, т. е. сколько веществ и с какой скоростью переносится по путям, указанным стрелками, изучены еще недостаточно, особенно в крупных системах. Количественные данные, приведенные для некоторых потоков в круговороте азота (рис. 4.2, *Б*), — это в лучшем случае оценки «в первом приближении», а многие крупные потоки мы даже не можем оценить в глобальном масштабе. Радионуклиды, которые стали доступны ученым с 1946 г., дали огромный толчок этим исследованиям, поскольку применение таких нуклидов в качестве индикаторов, или «меток», позволяет легко проследить миграции элементов. При таких исследованиях в экосистему или в отдельные организмы вводят изотоп в крайне малых количествах по сравнению с уже имеющимися в системе количествами нерадиоактивного элемента, так что в системе не происходит никаких нарушений ни за счет радиоактивности, ни за счет присутствия лишних ионов. Все, что происходит с меткой (даже самые малые количества которой выявляются благодаря ее заметному излучению), отражает то, что обычно происходит в системе с интересующим нас элементом.

Пруды и озера особенно удобны для исследований, поскольку на протяжении короткого периода времени круговороты биогенных элементов в них могут рассматриваться как независимые. Вслед за первыми опытами Коффина и др. (Coffin, 1949), а также Хатчинсона и Бауэна (Hutchinson, Bowen, 1948, 1950) появились многочисленные сообщения о результатах использования радиоактивного фосфора (^{32}P) и применения других тонких методик для изучения циркуляции фосфора в озерах. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) и Помрой (Pomeroy, 1970) опубликовали обзоры работ по круговороту фосфора и круговоротам других жизненно важных элементов.

Как правило, миграция фосфора из организма в среду и обратно не происходит равномерно и постоянно, как можно подумать, глядя на схему (рис. 4.3), хотя в большом временном масштабе процессы в общем уравновешены. В любой момент времени большая часть фосфора находится в связанном состоянии — либо в организмах, либо в твердом субстрате (в органическом детрите и неорганических частицах, составляющих отложения). Не более 10% фосфора присутствует в озерах в растворимой форме. Быстрая миграция в обе стороны (обмен) идет постоянно, но активный об-

мен между твердой и растворенной формами часто нерегулярен, идет «рывками». Периоды высвобождения фосфора из отложений сменяются периодами, когда он в основном усваивается организмами или поступает в отложения в зависимости от сезонных изменений температуры и активности организмов. Как правило, связывание фосфора идет быстрее, чем высвобождение. Растения быстро накапливают фосфор в темноте и в других условиях, когда использование его невозможно. За период быстрого роста продуцентов (обычно это бывает весной) весь доступный фосфор может оказаться связанным в продуцентах и консументах, которые могут поглотить больше этого биогенного элемента, чем им необходимо в данный момент (гидробиологи называют это избыточным (luxury) поглощением). Поэтому концентрация фосфора в данный конкретный момент еще не является показателем продуктивности экосистемы. Низкое содержание растворенного фосфора может означать, что система либо истощена, либо ее метаболизм весьма интенсивен; понять ситуацию можно только в том случае, если измерить скорость потока этого элемента. По мнению Помроя (Pomeroy, 1960), «быстрый поток фосфора типичен для высокопродуктивных систем, и для поддержания высокого уровня продукции органических веществ скорость миграции важнее, чем концентрация элемента».

Понятие оборота, введенное в гл. 2 (с. 74), удобно для сравнения скоростей обмена между разными компонентами экосистемы. Если говорить об обмене после установления равновесия, то *скорость оборота* — это та часть общего количества данного вещества в данном компоненте системы, которая высвобождается (или поглощается) за определенное время, а *время оборота* представляет собой обратную величину, т. е. время, необходимое для полной смены всего количества этого вещества в данном компоненте экосистемы. Например, если в компоненте содержится 1000 ед. вещества и в 1 ч поступает или убывает 10 ед., то скорость оборота равна 10/1000, или 0,01, т. е. 1% в 1 ч. Время оборота будет равно 1000/10, или 100 ч. В геохимической литературе широко используется термин «время пребывания»; это понятие близко к понятию «время оборота»; речь идет о времени, в течение которого данное количество вещества остается в данном компоненте системы. Время оборота фосфора для двух крупных компонентов — воды и донных осадков — в трех озерах приведено в табл. 4.1. В меньших озерах время оборота меньше, по-видимому, потому, что отношение поверхности донной «грязи» к объему воды больше. Как правило, в небольших и мелких озерах время оборота для воды измеряется днями или неделями, а в больших озерах — месяцами.

Исследования с применением удобрений, меченных ^{32}P, показали, что и в наземных экосистемах возникает сходная ситуация: в любой данный момент большая часть фосфора находится в связанной форме и недоступна для растений (обзор некоторых из этих экспериментов см. Comar, 1957).

Таблица 4.1. Оценки времени оборота фосфора в водах и донных осадках трех озер по данным измерений с ^{32}P. (По Hutchinson, 1957.)

Озеро	Площадь, км²	Глубина, м	Время оборота, сут		Отношение подвижного P к общему P в воде
			в воде	в осадках	
Блафф	0,4	7	5,4	39	6,4
Панчбоул	0,3	6	7,6	37	4,7
Креси	2,04	3,8	17,0	176	8,7

Очень важный для практики вывод, вытекающий из многих интенсивных исследований круговорота биогенных элементов, состоит в том, что избыток удобрений может оказаться столь же невыгодным для человека, как и их недостаток. Если в систему вносится больше вещества, чем могут использовать активные в данный момент организмы, излишек быстро связывается почвой и отложениями или исчезает в результате выщелачивания, становясь недоступным именно в тот период, когда рост организмов наиболее желателен. Многие ошибочно полагают, что если на определенную площадь их сада или пруда рекомендуется 1 кг удобрений (или пестицида), то 2 кг принесут в два раза больше пользы. Этим сторонникам принципа «чем больше — тем лучше» стоило бы понять принцип соотношения субсидии и стресса, отраженный на графике рис. 3.5. Субсидии неизбежно превращаются в источник стресса, если применять их неосторожно. Чрезмерное внесение удобрений в такие экосистемы, как рыборазводные пруды, не только расточительно в смысле достигаемых результатов, но и может вызвать непредвиденные изменения в системе, а также загрязнить экосистемы, расположенные ниже по течению. Так как различные организмы адаптированы к разным уровням содержания элементов, продолжительное переудобрение приводит к изменениям в видовом составе организмов, причем могут исчезнуть нужные нам и появиться ненужные. В гл. 5 (с. 255—256) описан случай полной гибели устричного хозяйства из-за усиленного использования фосфорных и азотных удобрений.

В 50—60-х годах на стыке наук развилась быстро растущая новая отрасль — *радиационная экология*. Она занимается изучением воздействия ионизирующего излучения, а также разработкой и применением новых радиоактивных индикаторов. Взаимодействие физиков, химиков, биологов и математиков дало этой отрасли своеобразную «гибридную мощность»; она глубоко повлияла на теорию и практику экологии, особенно в ее биогеохимических аспектах. Краткий исторический обзор радиационной экологии и некоторых

ее достижений можно найти в работе Ю. Одума (E. Odum, 1980a). Сначала появился блоковый анализ, при котором основные структурные или «статичные» компоненты экосистемы изображают в виде блоков, связанных между собой потоками элементов питания и(или) энергии (как на простой блоковой модели, изображенной

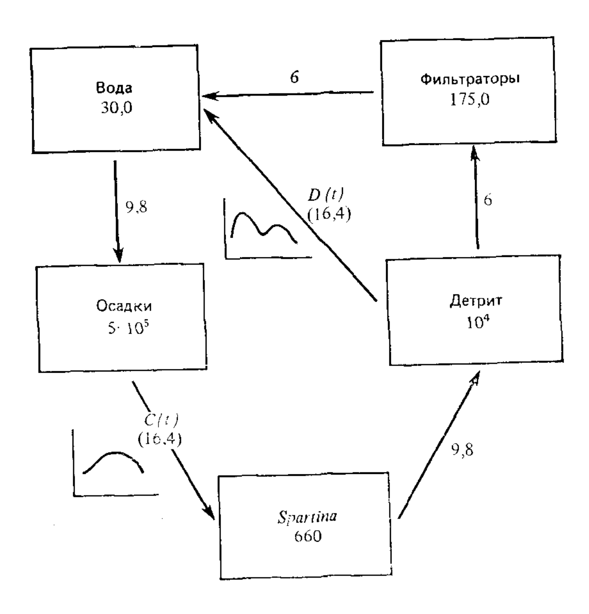


Рис. 4.6. Блоковая модель потоков фосфора в экосистеме соленого марша в шт. Джорджия (Pomeroy et al., 1969). Показаны два крупных резервуара фосфора (осадки и детрит) и три наиболее активных блока (вода, трава *Spartina* и детритофаги). Числа внутри блоков — запасы фосфора (в мг·м$^{-2}$); перенос выражен в мг·м$^{-2}$ в сутки. Это линейная модель с двумя переменными коэффициентами $(D)t$ и $(C)t$, отражающими сезонные колебания высвобождения фосфора из разлагающегося детрита и потребление фосфора травой соответственно. Показаны графики этих сезонных колебаний. В скобках приведены интегрированные средние размеры переменных потоков.

на рис. 2.2). Направления и величины многих из потоков можно проверить с помощью радиоактивных индикаторов. Затем математические уравнения «подгоняются» к измеренным скоростям потоков. Быстрое развитие ЭВМ в этот период позволило просчитывать и интегрировать одновременно много уравнений.

На рис. 4.6 показана ранняя версия блоковой модели обмена фосфора на соленом марше в шт. Джорджия. В этой модели учтены сезонные колебания, поскольку, как уже было сказано, движение веществ неравномерно и не связано линейной зависимостью со временем. Основной пик процессов переноса на маршах обусловлен ростом спартины в теплый сезон, когда фосфор «выкачивается» корнями, глубоко проникающими в анаэробные слои отложений. Этот процесс извлечения был прослежен в эксперименте с введением ^{32}P в глубокие слои отложений. Процессы разложения, высвобождающие фосфор в воду, имеют два пика: один в самое жаркое время лета, другой — осенью, когда большие массы отмершей травы вымываются с марша осенними приливами. Были составлены системы дифференциальных уравнений, описывающие влияние содержания фосфора в одном блоке экосистемы на его содержание в соседних. Когда же затем вся модель была проверена на аналоговой ЭВМ, оказалось, что для поддержания стабильности «содержимого» меньших блоков системы необходимо уточнить величины некоторых потоков фосфора между блоками. Когда ЭВМ отрегулировали так, что в блоках не было излишков и потерь фосфора, получилась упрощенная действующая модель поведения фосфора в очень большой природной экосистеме. Это пример приложения двух принципов, изложенных в гл. 1, разд. 3: 1) близкую к реальности, хотя и сильно упрощенную, модель можно построить, располагая сравнительно небольшим количеством данных полевых измерений, и 2) такие модели можно «настраивать» с помощью ЭВМ, определяя коэффициенты переноса, наиболее приближенные к реальности.

Рассмотренная нами модель подтвердила важное значение животных-фильтраторов и детритофагов для вовлечения фосфора в круговорот в этой эстуарной системе, что было ясно и по полевым наблюдениям и экспериментам. Кюнцлер (Kuenzler, 1961), например, показал, что популяция фильтрующих двустворчатых моллюсков *Modiolus demissus* за 2,5 дня «возвращает» из воды столько взвешенного фосфора, сколько его содержится в воде в любой данный момент (т. е. время оборота взвешенного в воде фосфора составляет всего 2,5 дня). Кюнцлер (Kuenzler, 1961a) измерил также поток энергии через эту популяцию и пришел к выводу, что для экосистемы популяция этих моллюсков более важна как биогеохимический агент, чем как трансформатор энергии (т. е. как потенциальный источник пищи для других животных или человека). Этот пример иллюстрирует тот факт, что вид не обязательно должен входить в пищевую цепь человека, чтобы быть для нас ценным. Многие виды приносят пользу косвенным путем, что остается незамеченным при поверхностном взгляде.

Зачем нужны все эти дикие виды организмов, которые человек не может ни съесть, ни продать? К этому вопросу мы еще вернемся в последующих главах. Как показывают сейчас наблюдения и усовершенствованные математические модели, причинно-следственные взаимоотношения между многими видами управляют переносом веществ и энергии в компоненты экосистем, которые непосредственно связаны с человеком.

3. Биогеохимия водосборного бассейна

Определения

Водоемы — это не замкнутые системы; они должны рассматриваться как часть более обширных водосборных бассейнов (см. гл. 2, разд. 7). Водосборная система — своеобразная минимальная экосистемная единица, которой может практически управлять человек. Длительные исследования (10 и более лет круглогодичного наблюдения) на экспериментальных оборудованных приборами водосборных бассейнах (практически это лаборатории под открытым небом), такие, например, как исследования, проводящиеся сейчас на ручье Хаббард-Брук в шт. Нью-Гэмпшир, у Ковиты на западе шт. Северная Каролина и во многих других районах США и всего мира, значительно способствовали развитию наших знаний об основных биогеохимических процессах, идущих в сравнительно незатронутых человеком экосистемах истоков рек. Кроме того, такие исследования составили основу для сравнений с сельскохозяйственными, городскими и другими, более «одомашненными» водосборными бассейнами, в которых живет большинство из нас. Эти сравнения показывают, насколько бездумной и бессмысленно расточительной бывает деятельность человека, и указывают, как можно уменьшить исключение из круговорота основных биогенных элементов и восстановить их циркуляцию. Это, разумеется, поможет и экономить энергию.

Примеры

На рис. 4.7 показана количественная модель круговорота кальция для горных лесистых водосборных бассейнов района Хаббард-Брук в Нью-Гемпшире, где ведутся экологические исследования. Данные основаны на изучении 6 водосборных бассейнов площадью от 12 до 48 га (Bormann, Likens, 1967, 1979; Likens et al., 1977). Осадки, составлявшие в среднем 123 см в год, измерялись системой водомерных станций, а количество воды, покидающее каждый водосборный бассейн с ручьевым стоком, измеряли у V-образных плотин типа показанной на рис. 2.16. Определив содержание кальция и других минеральных веществ в поступающей и оттекающей воде, а также в биотическом и почвенном фондах, можно рассчитать приходно-расходный «бюджет» бассейна, в упрощенном виде показанный на рис. 4.7, *А*.

Механизмы удержания кальция и его возвращения в круговорот в ненарушенном, но быстро растущем лесу оказались столь эффективными, что, согласно оценкам, экосистема теряла в год всего 8 кг кальция с гектара (и соответственно небольшие количества других биогенных элементов). Поскольку 3 кг кальция посту-

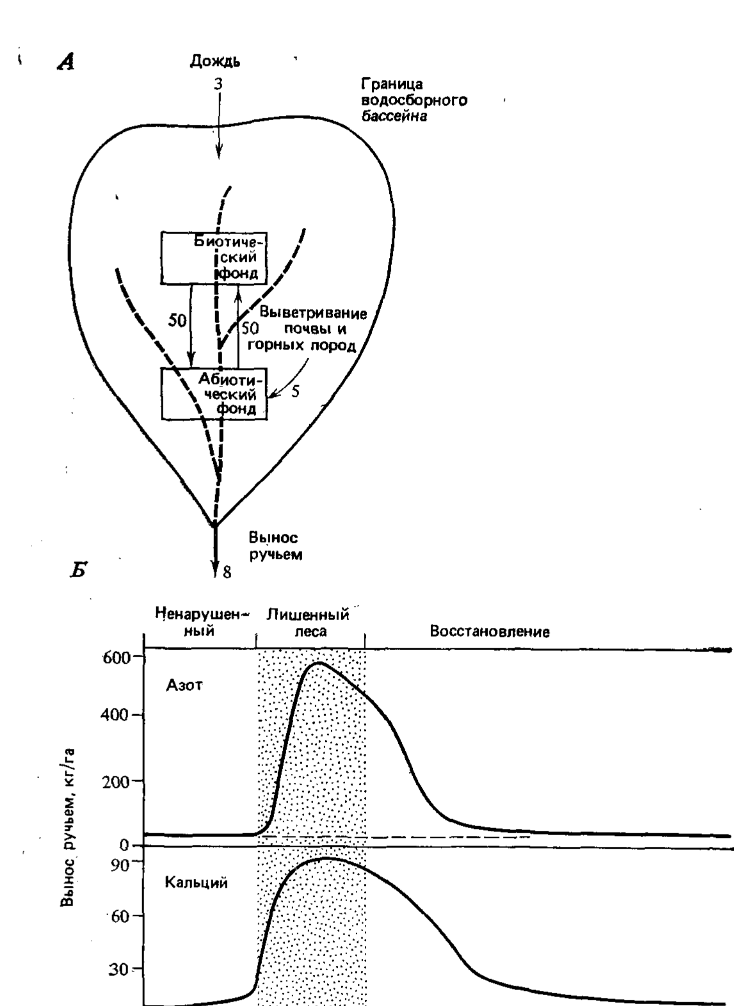


Рис. 4.7. *А*. Сбалансированный бюджет кальция для облесенного водосборного бассейна (экспериментальный водосборный бассейн Хаббард-Брук, шт. Нью-Гэмпшир). Цифрами обозначены величины потоков кальция в кг/га в год. Поступление и выход невелики в сравнении с обменом кальцием между биотическими и абиотическими резервуарами внутри экосистемы бассейна. *Б*. Влияние сведения и естественного восстановления леса на вынос ручьем азота и кальция (Bormann, Likens, 1967, 1979).

пало в систему с дождем, для установления равновесия достаточно было бы добавления всего 5 кг кальция на 1 га. Такое количество кальция, как полагают, вполне может поступать из подстилающих пород (резервного фонда) за счет природных процессов выветривания. Данные экспериментов по измерению оборота кальция с использованием радионуклида ^{45}Ca, проведенных на водосборных бассейнах в районе Ок-Риджа (шт. Теннесси), показали, что деревья подлеска, например дёрен, работают как «кальциевые насосы», противодействующие миграции кальция в глубь почвы и этим сохраняющие кальций в круговороте между организмами и активными верхними слоями подстилки и почвы (Thomas, 1969).

На одном из экспериментальных водосборных бассейнов в районе Хаббард-Брук была удалена вся растительность, а восстановительный рост в последующие три сезона подавляли, распыляя гербициды с воздуха. Хотя почва при этом почти не нарушалась и органические вещества не удалялись из системы, потеря минеральных элементов питания с ручьевым стоком возросла по сравнению с нетронутыми контрольными водосборными бассейнами в 3—15 раз. На рис. 4.7, *Б* показано, что потери кальция выросли в 6 раз, а азота — в 15. Увеличение ручьевого стока в той части экосистемы, где была уничтожена растительность, в основном объясняется устранением транспирации растений; в результате увеличения стока возросло и количество уносимых им минеральных веществ. До некоторой степени величина выноса элементов связана с их свойством, которое геохимики называют *относительной подвижностью.* Калий и азот очень подвижны (т. е. легко выносятся в результате выщелачивания), а кальций прочнее удерживается в почве.

Когда растительности дали возможность восстановиться (прекратили распыление гербицидов), потери элементов питания быстро снизились, и за 3—5 лет почти восстановился «сбалансированный бюджет», хотя для того, чтобы количество всех этих элементов в стоке вернулось к исходному, характерному для ненарушенного лесного водосборного бассейна, потребовалось 10—20 лет (рис. 4.7, *Б*). Быстрому восстановлению способности удерживать биогенные элементы задолго до восстановления видового состава и биомассы сведенного леса способствуют различные биорегулирующие адаптации, в частности так называемая «стратегия погребенного семени» (Marks, 1974). Попавшие в почву семена быстро растущих деревьев, типичных для пионерных стадий сукцессии, например пенсильванской черемухи, могут оставаться жизнеспособными многие годы. После уничтожения леса эти семена прорастают и быстро растущая черемуха вскоре образует нечто вроде временного леса, который стабилизирует потоки воды и элементов питания и уменьшает потери почвы с водосборного бассейна. Разумеется, такие восстановительные адаптации выработались в ответ на естественные нарушения, например бури и пожары. В самом деле, леса (и другие экосистемы), подверженные периодическим естественным нарушениям и потому приспособленные к ним, более упруги и быстрее восстанавливаются после вмешательства человека, чем леса, развивающиеся в благоприятных условиях, где физические факторы не подвержены серьезным естественным колебаниям. Поэтому такое присущее экосистемам свойство, как упругость, должно учитываться при выработке решений о сборе урожая или других процедурах, связанных с использованием экосистем.

Исследования в районе Ковиты в Северной Каролине показывают, чего будет стоить в целом увеличение стока воды, удовлетворяющее запросы расточительного индустриального общества. Уничтожение лесов на холмах увеличит поступление воды в долины (Hibbert, 1967), но это произойдет за счет качества воды, а также за счет объема продукции древесины и воздухоочистительной способности бассейна.

Потери элементов питания с ненарушенных облесенных водосборных бассейнов вдоль ручьев в верховьях рек невелики и в основном компенсируются поступлениями с дождем и продуктами выветривания. Ниже по течению, где деятельность человека более активна, складывается совершенно иная картина. На рис. 4.8 показано, как с увеличением степени освоения (т. е. доли площадей, занятых сельскохозяйственными угодьями и городами) водосборных бассейнов в водах ручьев и рек резко возрастает содержание азота и фосфора. В воде, стекающей с территории, на 100% занятой городами и сельскохозяйственными угодьями, в 7 раз больше этих элементов, чем в ручьях, протекающих по местности, целиком занятой лесом. Интересно, что концентрации N и P увеличиваются примерно одинаково, поскольку соотношение N/P остается тем же, около 28 : 1 (соотношение N/P в биомассе составляет 16 : 1). В стоке с сельскохозяйственных и городских районов 80% фосфора содержится в неорганической форме (в виде фосфатов), а в стоке с водосборных бассейнов, целиком занятых лесом или другой естественной растительностью, преобладают органические соединения фосфора.

Хотя на рис. 4.8 представлены данные только по азоту и фосфору, при интенсификации использования человеком земли и энергии вынос большинства других элементов питания, а также многих других химических веществ (в том числе токсичных) увеличивается сходным образом. Разумеется, большой вынос элементов питания и других химических соединений с освоенных и особенно «индустриальных» ландшафтов в какой-то степени прямо связан с большими поступлениями агрохимических и промышленных химикатов и пищевых отбросов, минеральная часть которых высвобождается в результате разложения и обработки сточных

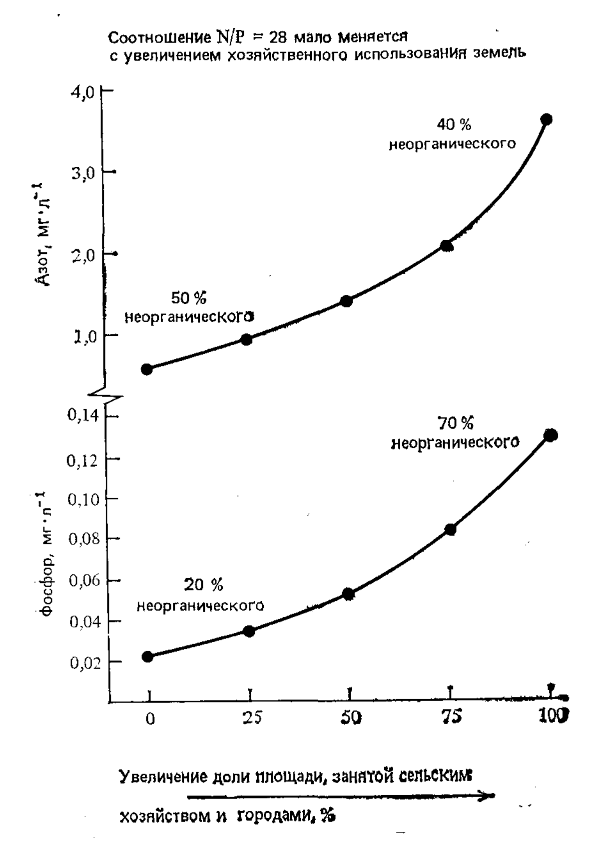


Рис. 4.8. Зависимость количества азота и фосфора в воде ручья от доли площади водосборного бассейна, занятой сельским хозяйством и промышленностью. Хотя на этом градиенте отношение N:P не изменяется, чисто городской ландшафт обычно отдает больше азота, а с водосборного бассейна, используемого в основном в сельском хозяйстве, сносится больше фосфора. Данные по площади, занятой природной растительностью, приняты за 0. (По данным Omernik, 1977.)

вод. Лишь малая часть этих крупных поступлений используется повторно, поскольку очень много уходит со стоком или, как в случае ядовитых отходов, накапливается в почве и подземных водах. Техника может облегчить возвращение в круговорот и сократить расточительный «однократный поток», но пока стимулы для применения таких технологий крайне незначительны. Они появятся тогда, когда 1) запасы вносимых веществ истощатся или подорожают, или и то и другое вместе, и 2) стоки приведут к серьезному снижению качества воды или станут угрожать здоровью людей.

Тогда деньги и энергия, которые придется затрачивать на поддержание круговоротов, будут «окупаться». Пример вторичного использования бумаги (см. рис. 4.15) хорошо иллюстрирует этот процесс принятия решений в реальном мире экономики и политики.

4. Глобальные круговороты углерода и воды

Определения

Круговороты CO_2 и воды в глобальном масштабе представляют собой, вероятно, самые важные для человечества биогеохимические круговороты. Для обоих характерны небольшие, но весьма подвижные фонды в атмосфере, высокочувствительные к нарушениям, которые вызываются деятельностью человека и которые могут влиять на погоду и климат. Сейчас по всему миру создана сеть измерительных станций для выявления существенных изменений в круговоротах CO_2 и H_2O, от которых в буквальном смысле слова зависит будущее человека на Земле.

Объяснения

В круговороте CO_2 (рис. 4.9, *А*) атмосферный фонд очень невелик в сравнении с запасами углерода в океанах, в ископаемом топливе и других резервуарах земной коры. Полагают, что до наступления индустриальной эры потоки углерода между атмосферой, материками и океанами были сбалансированы (сплошные линии на рис. 4.9, *А*). Но за последние сто лет содержание CO_2 постоянно растет в результате новых антропогенных поступлений (штриховые линии на рис. 4.9, *А*). Основным источником этих поступлений считается сжигание горючих ископаемых, однако свой вклад вносят также развитие сельского хозяйства и сведение лесов.

Может показаться удивительным, что сельское хозяйство в конечном счете приводит к потере CO_2 из почвы (т. е. вносит в атмосферу больше, чем забирает оттуда), но дело в том, что фиксация CO_2 сельскохозяйственными культурами (многие из которых активны лишь часть года) не компенсирует количества CO_2, высвобождающиеся из почвы, особенно в результате частой вспашки. Сведение леса, разумеется, может высвободить углерод, накопленный в древесине, особенно если она немедленно сжигается. Уничтожение леса, особенно при последующем использовании этих земель для сельского хозяйства или строительства городов, приводит к окислению гумуса в почве.

О «проблеме CO_2» и влиянии различных видов деятельности человека на обогащение атмосферы этим соединением существует

15 Заказ № 1383

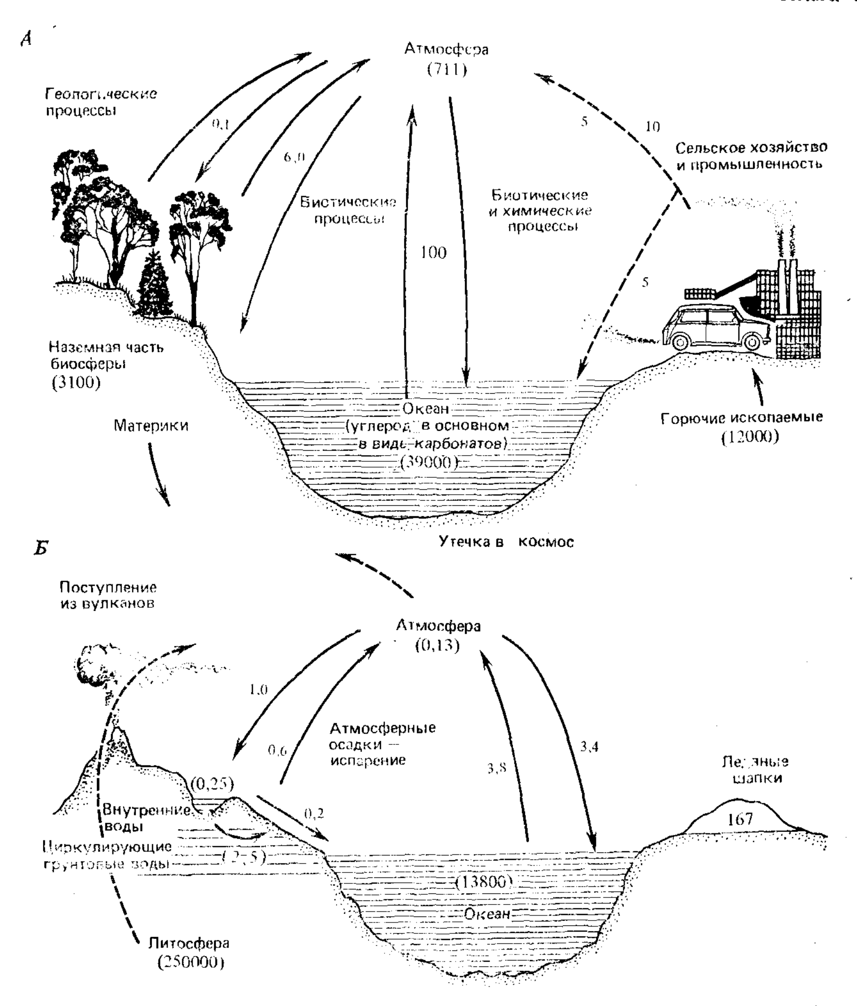


Рис. 4.9. *А.* Круговорот двуокиси углерода. Числа обозначают содержание CO_2 (в миллиардах тонн) в основных частях биосферы и в потоках между ними (при стрелках). (Данные из отчета Совета по качеству среды США за 1981 г.) *Б.* Круговорот воды. Содержание H_2O в основных частях биосферы и в потоках между ними (при стрелках) указано в геограммах (10^{20} г.) (Данные из Hutchinson, 1957.)

множество различных точек зрения. Согласно одной крайней точке зрения (Woodwell et al., 1978), разрушение биотических резервуаров дает столько же, сколько сжигание горючих ископаемых. Согласно противоположной точке зрения (Broecker et al., 1979), первый из упомянутых источников играет весьма незначительную роль. Болин (Bolin, 1977) занимает промежуточную позицию. Все,

однако, согласны в том, что леса — важные накопители углерода, так как в биомассе лесов содержится в 1,5 раза, а в лесном гумусе — в 4 раза больше углерода, чем в атмосфере.

Быстрое окисление гумуса и высвобождение газообразной CO_2, в норме удерживаемой почвой, проявляется и в иных, более тонких и лишь недавно обнаруженных эффектах. Среди них — влияние CO_2 на круговорот других элементов питания. Например, Нельсон (Nelson, 1967), исследуя раковины двустворчатых моллюсков, показал, что в результате сведения лесов и распашки земель уменьшилось количество некоторых микроэлементов в почвенных водах. Он обнаружил, что раковины двустворчатых моллюсков из индейских кухонных куч возрастом 1000—2000 лет содержат на 50—100% больше марганца и бария, чем раковины современных моллюсков. Методом исключения Нельсон пришел к выводу, что скорость вымывания марганца и бария из подстилающих пород уменьшилась из-за уменьшения потока насыщенной CO_2 кислой воды, циркулирующей глубоко в почве. Иными словами, вода в настоящее время имеет тенденцию быстро стекать по поверхности почвы, а не фильтруется через гумусовые слои. Эколог скажет, что современное изменение человеком ландшафта заметно повлияло на поток веществ из резервного фонда в обменный. Если мы понимаем происходящее и знаем, как исправить положение, то такие изменения не обязательно должны быть разрушительными. Агрономы пришли к выводу, что во многих районах для поддержания урожайности сейчас необходимо добавлять к удобрениям следовые количества некоторых минеральных элементов (микроэлементов), поскольку агроэкосистемы не так хорошо, как природные, удерживают в обороте эти элементы.

Вспомним, как образовалась современная земная атмосфера с ее низким содержанием CO_2 и очень высоким содержанием O_2. Эволюция атмосферы кратко рассмотрена в гл. 2, разд. 4, в связи с гипотезой Геи (см. также рис. 8.11). Когда более 2 млрд. лет назад на Земле появилась жизнь, атмосфера, подобно современной атмосфере Юпитера, состояла из вулканических газов (как сказал бы геолог, атмосфера образовалась благодаря «дегазации земной коры»). В ней было много CO_2 и мало кислорода (а быть может, его не было совсем), и первые организмы были анаэробными. В результате того что продукция (P) в среднем слегка превосходила дыхание (R), за геологическое время в атмосфере накопился кислород и уменьшилось содержание CO_2. Накоплению кислорода, как полагают, способствовали также геологические и чисто химические процессы, например высвобождение O_2 из окислов железа или образование восстановленных соединений азота и расщепление воды ультрафиолетовым излучением с выделением кислорода (Cloud, 1980). И низкое содержание CO_2, и высокие концентрации O_2 сейчас служат лимитирующими факторами для фотосинтеза;

для большинства растений характерно увеличение интенсивности фотосинтеза, если в эксперименте увеличивается содержание CO_2 или понижается содержание O_2. Таким образом, зеленые растения оказываются весьма чувствительными регуляторами содержания этих газов.

Фотосинтезирующий «зеленый пояс» Земли и карбонатная система моря поддерживают постоянный уровень содержания CO_2 в атмосфере. Но стремительно возрастающее потребление горючих ископаемых (представьте, какое огромное количество CO_2 выделилось бы, если была бы сожжена хотя бы половина огромного фонда горючих ископаемых, отмеченного на рис. 4.9, *А*) вместе с уменьшением поглотительной способности «зеленого пояса» начинает превосходить возможности природного контроля, так что содержание CO_2 в атмосфере сейчас постепенно возрастает. Вспомните, что наибольшим изменениям подвержены потоки веществ на входе и на выходе небольших обменных фондов. Полагают, что в начале промышленной революции (примерно 1800 г.) в атмосфере Земли содержалось около 290 частей CO_2 на миллион (0,29%). В 1958 г., когда были впервые проведены точные измерения, содержание CO_2 составляло 315, а в 1980 г. оно выросло до 335 частей на миллион. Если концентрация CO_2 вдвое превысит доиндустриальный уровень, что может случиться к середине будущего века, вероятно потепление климата Земли; температура в среднем повысится на 1,5—4,5 °С, и это наряду с подъемом уровня моря (в результате таяния полярных шапок) и изменением распределения осадков может погубить сельское хозяйство. Как было показано недавно (Gornitz et al., 1982; Etkins, Epstein, 1982), средний уровень моря уже начал подниматься, в этом веке он поднялся примерно на 12 см. Эти угрозы (изменение климата и затопление прибрежных районов) должны учитываться при планировании национальной и международной энергетической политики. Обзоры «проблемы CO_2» можно найти в работе Бэса и др. (Baes et al., 1977) и в отчетах комиссий Совета по качеству окружающей среды (Counsil on Environmental Quality, 1981) и Академии наук США (National Academy of Sciences, 1979).

В следующем веке установится новое, но ненадежное равновесие между увеличением содержания CO_2 (способствующего разогреву Земли) и усилением загрязнения атмосферы пылью и другими частицами, отражающими излучение и этим охлаждающими Землю. Любое значительное результирующее изменение теплового бюджета Земли повлияет на климат [хороший обзор возможных последствий изменения климата Земли дает Брайсон (Bryson, 1974)].

Кроме CO_2 в атмосфере присутствуют в небольших количествах еще два углеродных соединения: окись углерода (CO) — примерно 0,1 части на миллион и метан (CH_4) — около 1,6 части на миллион. Как и CO_2, эти соединения находятся в быстром круговороте и потому имеют небольшое время пребывания — около 0,1 года для CO, 3,6 года для CH_4 и 4 года для CO_2. И CO, и CH_4 образуются при неполном или анаэробном разложении органического вещества; в атмосфере оба окисляются до CO_2. Столько же CO, сколько попадает в атмосферу в результате естественного разложения, вносится в нее сейчас при неполном сгорании горючих ископаемых, особенно с выхлопными газами. Накопление окиси углерода — этого смертельного яда для человека — в глобальном масштабе не представляет собой угрозы, но в городах, где воздух застаивается, повышение концентрации этого газа в атмосфере начинает становиться угрожающим. Концентрации до 100 частей на миллион не так редки в районах с сильным автомобильным движением (курильщик, потребляющий в день пачку сигарет, получает до 400 частей на миллион, что уменьшает содержание оксигемоглобина в его крови на 3%, а это может привести к анемии и другим связанным с нехваткой кислорода заболеваниям сердечно-сосудистой системы).

Метан, как полагают, имеет полезную функцию: он поддерживает стабильность озонового слоя в верхней атмосфере, который блокирует смертельно опасное ультрафиолетовое излучение Солнца (см. с. 113). Производство метана — одна из важных функций водно-болотистых угодий и мелководных морей мира. Хороший обзор круговорота углерода в целом дает Гаррелс, Маккензи и Хант (Garrels, Mackenzie, Hunt, 1975; гл. 6).

Как показано на схеме гидрологического цикла (рис. 4.9, *Б*), фонд воды в атмосфере невелик, скорость ее оборота выше, а время пребывания меньше, чем у CO_2. На круговороте воды, как и на круговороте CO_2, начинают сказываться глобальные последствия деятельности человека. Хотя сейчас ведется учет осадков и речного стока во всем мире, нам необходимо как можно быстрее наладить более полный контроль всех основных путей движения воды в круговороте.

На рис. 4.10 круговорот воды показан с энергетической точки зрения, выделена «верхняя» его часть, приводимая в движение Солнцем, и «нижняя», в которой выделяется энергия, которая может быть использована экосистемами и гидроэлектростанциями. Как было показано в табл. 3.3, около трети всей поступающей на Землю солнечной энергии затрачивается на приведение в движение круговорота воды. Это еще один пример безвозмездной услуги, которую оказывает нам энергия Солнца. Слишком часто мы недооцениваем услуги, за которые не приходится платить. Но если человек нарушит эту систему, то платить ему за это придется дорого!

Особое внимание следует обратить на два аспекта круговорота воды:

16 Заказ № 1383

1. Море теряет из-за испарения больше воды, чем получает с осадками; на суше ситуация противоположна. Другими словами, значительная часть осадков, поддерживающих экосистемы суши, в том числе большинство агроэкосистем, производящих пищу для человека, состоит из воды, испаренной из моря. Во многих районах, например в долине Миссисипи, 90% осадков, как полагают, приносится с моря (Benton et al., 1950).

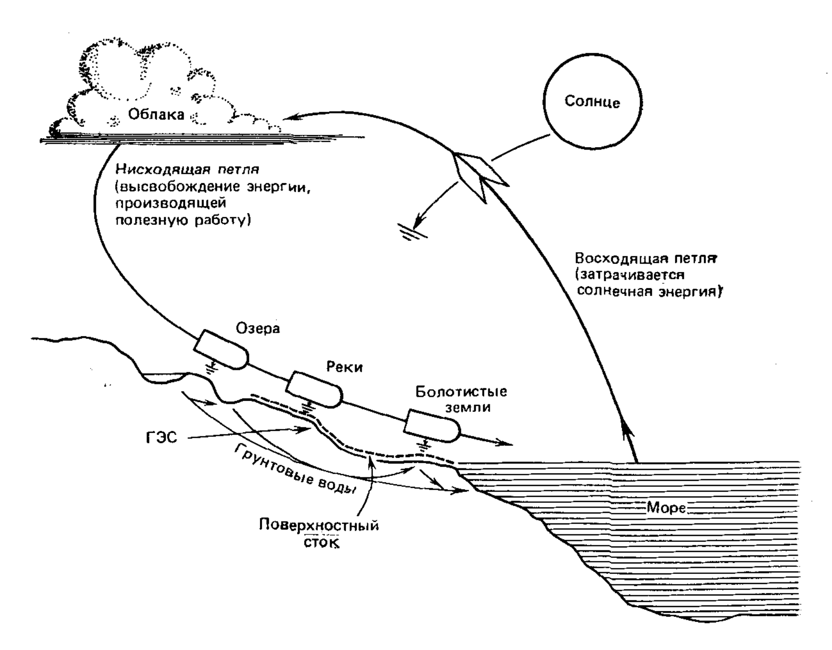


Рис. 4.10. Энергетика гидрологического цикла, представленного в виде двух путей: верхний приводится в движение солнечной энергией, а нижний отдает энергию озерам, рекам, заболоченным землям и выполняет работу, непосредственно полезную для человека (например, на ГЭС). Поверхностный сток пополняет резервуары грунтовых вод и сам пополняется от них, хотя во многих сухих областях эти резервуары сейчас быстрее выкачиваются человеком, чем пополняются.

2. По имеющимся оценкам, в пресных озерах и реках содержится 0,25 геограмма воды (1 геограмм — 10^{20} г, или 10^{14} т), а годовой сток составляет 0,2 геограмма, так что время оборота равно примерно 1 году. Разность между количеством осадков за год (1,0 геограмм) и стоком (0,2 геограмма) составляет 0,8; это и есть величина годового поступления воды в подпочвенные водоносные горизонты. Как уже указывалось, в результате деятельности человека (покрытия земной поверхности непроницаемыми для воды материалами, создания водохранилищ на реках, строительства оросительных систем, уплотнения пахотных земель, сведения лесов и т. д.) сток увеличивается и пополнение очень важного фонда грунтовых вод сокращается. В США около половины питьевой воды, большая часть воды для орошения и во многих частях страны большая часть воды для промышленности берется из грунтовых вод. В засушливых районах, например на западе Великих равнин, подземные водоносные горизонты наполнены в основном «фоссильной» водой, которая накопилась там в предыдущие, более влажные геологические периоды и теперь не пополняется. Поэтому вода здесь — невозобновляемый ресурс, подобно нефти. Это хорошо видно на примере обильно орошаемого района выращивания зерновых в западной части Небраски, Оклахомы, Техаса и Канзаса, где водоносные пласты формации Огаллала — основного источника воды будут исчерпаны через 30—40 лет[1]. После этого придется использовать здешние угодья в качестве пастбищ или выращивать на них засухоустойчивые культуры, если только не начнут подавать сюда воду из крупных рек долины Миссисипи — весьма дорогой и энергоемкий проект, за который придется расплачиваться всем налогоплательщикам страны. В 1982 г. невозможно было предсказать, какое решение будет принято, но ясно одно, что политические разногласия будут острыми; многие пострадают от экономических крахов, неизбежных, когда невозобновляемый ресурс эксплуатируется без мысли о будущем.

На рис. 4.11 представлена графическая модель «нижней» части круговорота воды, показывающая, как биотические сообщества приспосабливаются к изменяющимся условиям в так называемом континууме рек (градиенте от малых до крупных рек; см. Vannote et al., 1980). В верховьях реки невелики и часто полностью затенены, так что водное сообщество получает мало света. Консументы зависят в основном от листового и другого органического детрита, приносимого с водосборного бассейна. В детрите преобладают крупные органические частицы, например фрагменты листьев, а фауна представлена в основном водными насекомыми и другими первичными консументами, которых экологи, изучающие речные экосистемы, относят к механическим разрушителям. Экосистема верховий гетеротрофна; отношение P/R гораздо меньше единицы.

В среднем течении реки шире, не затенены и меньше зависят от органического вещества, поступающего с водосборных бассейнов, поскольку автотрофные водоросли и водные макрофиты обеспечивают первичную продукцию. Здесь преобладает тонко измельченное органическое вещество, а среди фауны — фильтраторы

[1] См. основную статью в журнале «Тайм» от 10 мая 1982 г.

с соответствующими приспособлениями для сбора пищи (уловителями и фильтрами). Метаболизм сообщества автотрофный, отношение P/R равно 1 или выше (рис. 4.11). В среднем течении реки обычно отмечается максимум видового разнообразия и величины суточных колебаний температуры. В нижнем течении большой реки течение замедленно, вода обычно мутная, вследствие чего снижена глубина проникновения света и ослаблен водный фото-

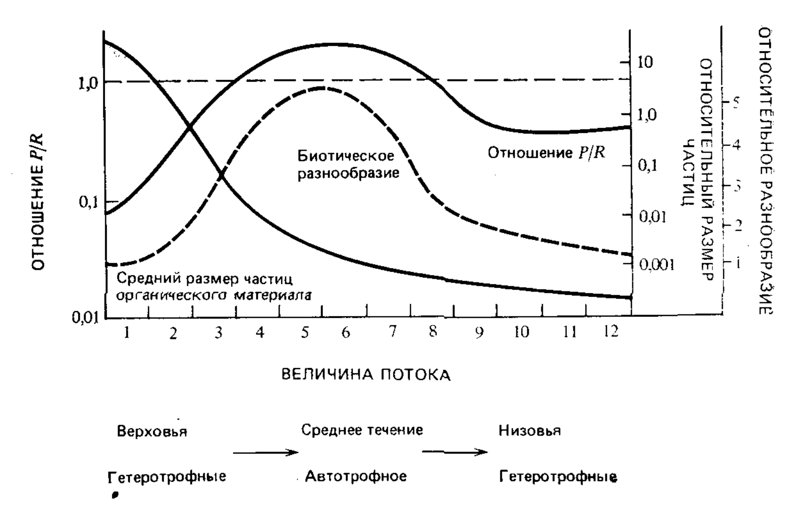


Рис. 4.11. Речной континуум. Изменение в метаболизме сообщества, в разнообразии размеров частиц органического вещества от ручьев в верховьях до крупных рек. (Vannote et al., 1980.)

синтез. Здесь река снова становится гетеротрофной, и на большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается.

В реках, как и повсюду в биосфере, организмы не ограничиваются одним пассивным приспособлением к градиенту изменений физических факторов среды. Действуя совместно, речные животные, например, возвращают в круговорот элементы питания и сокращают их вынос в океан. Водные насекомые, рыбы и другие организмы собирают взвешенные и растворенные вещества, удерживают их, пропускают через пищевую цепь, а более подвижные виды в ходе своего жизненного цикла могут перемещать эти вещества вверх против течения или из реки на водосборный бассейн. Лимнологи назвали этот процесс «движением веществ по спирали» (Elwood, Nelson, 1975).

Отличные обзоры круговорота воды дают Хатчинсон (Hutchinson, 1957) в гл. 4 «Трактата по лимнологии» и Гаррелс, Маккензи и Хант (Garrels, Mackenzie, Hunt, 1975, гл. 5) в книге «Химические круговороты и глобальная внешняя среда».

5. Осадочный цикл

Определения

Большинство элементов и соединений более «привязано» к земле, чем азот, кислород, двуокись углерода и вода, и их круговороты входят в общий осадочный цикл, циркуляция в котором осуществляется путем эрозии, осадкообразования, горообразования и вулканической деятельности, а также биологического переноса.

Объяснения

На рис. 4.12 дается обобщенная схема осадочного цикла элементов, связанных с земной корой. Цифры рядом со стрелками обозначают количества некоторых веществ, участвующих в круговороте. О потоках веществ в глубине Земли известно очень мало. Твердые

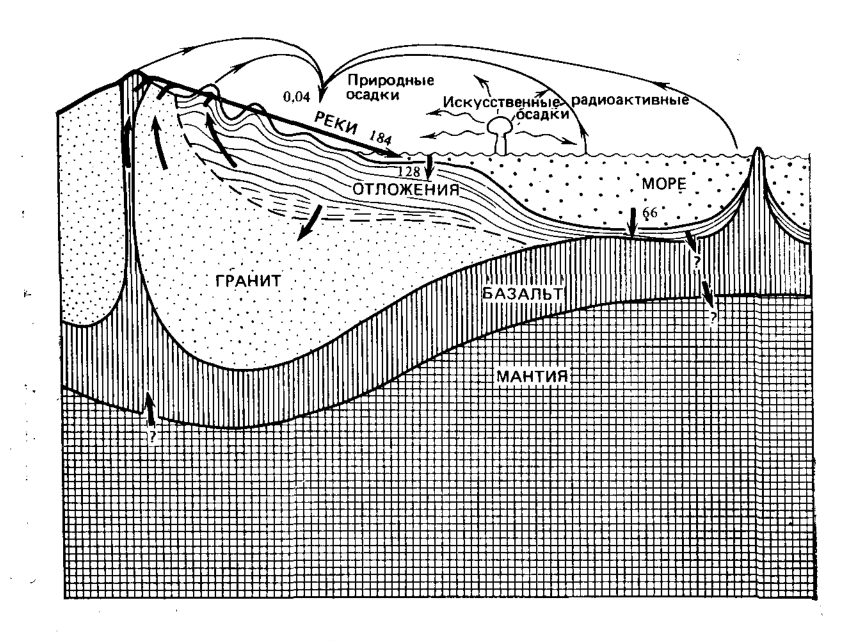


Рис. 4.12. Схема осадочного цикла, включающего перемещение самых «привязанных» к земле элементов. Там, где возможны оценки количеств веществ, они даются в геограммах на миллион лет (1 геограмм$=10^{20}$ г). Материки представляют собой покрытые отложениями гранитные глыбы, плавающие, словно пробки, на слое базальта, подстилающем океаны. Под темным базальтом лежит мантия—слой толщиной 2 900 км, под которым находится ядро Земли. Гранит—светло окрашенная, весьма устойчивая порода, которую часто используют для памятников; базальт—черная порода, встречающаяся в вулканических районах. (Рисунок подготовлен Г. Одумом.)

вещества, переносимые по воздуху в виде пыли, названы здесь «осадками»; они могут выпадать на землю с дождем или в виде сухих осадков. Кроме природных веществ (например, образующихся при извержении вулканов, в результате пыльных бурь или лесных пожаров) в состав таких «осадков» входят и вещества, образующиеся в результате деятельности человека. Их сравнительно немного по количеству, но они имеют большое биологическое значение либо из-за своего ядовитого воздействия (например, радиоактивные осадки), либо из-за способности блокировать поступающее солнечное излучение, что, как уже указывалось, может охладить Землю и вызвать климатические изменения, противоположные тем, которые вызываются увеличением содержания CO_2.

Сообществам биосферы доступны те химические элементы, которые по своей геохимической природе входят обычно в состав пород, обнаруживающихся на поверхности. Элементы, обильные в мантии, на поверхности редки. Как уже отмечалось, одним из элементов, недостаток которого на поверхности Земли часто ограничивает рост растений, является фосфор.

На рис. 4.12 четко видна общая направленность осадочного цикла «вниз». Оценки годового сноса отложений с каждого континента в океаны приведены в табл. 4.2. Примечательно, что Азия — материк с древнейшими цивилизациями и самым интенсивным антропогенным прессом теряет почвы больше других материков. В периоды минимальной геологической активности накопление растворенных или пригодных к использованию минеральных элементов питания происходит на низменностях и в океанах за счет возвышенных районов, хотя скорость этого процесса изменчива. В таких условиях особенно важное значение приобретают местные биологические механизмы возврата, благодаря которым потеря веществ «вниз» не превосходит их поступления из подстилающих пород (это уже было отмечено при рассмотрении круговорота кальция на водосборном бассейне). Иными словами, чем дольше жизненно важные элементы будут оставаться в данной области, вновь и вновь используясь сменяющимися поколениями организмов, тем меньший приток нового материала потребуется извне.

Источники осадочного материала для экосистем верховий невелики. К сожалению, как в случае с фосфором, человек часто нарушает этот гомеостаз, обычно не преднамеренно, а просто потому, что не понимает сложности «симбиоза» между живой и неживой материей, для возникновения которого в эволюции, возможно, понадобились тысячелетия. Пример такого «симбиоза» — приспособление речной биоты к передвижению веществ по спирали, уже упомянутое в предыдущем разделе. В высокоширотных районах плотины, препятствующие ходу лососей на нерест, приводят к сокращению численности не только лосося, но и непроходной рыбы, пищи и даже к уменьшению продукции древесины. Когда лососи

Таблица 4.2. Оценки годового выноса осадочного материала с материков в океаны. (По Holeman, 1968.)

Материк	Площадь водосбора, 10^6 км²	Вынос: т·км²	Вынос: общий, 10^9 т
Северная Америка	20,7	634	1,96
Южная Америка	19,4	414,3	1,20
Африка	19,9	181,3	0,54
Австралия	5,2	297,5	0,23
Европа	9,3	233,0	0,32
Азия	26,9	3 962,0	15,91
Всего	101,4	—	20,16

Примечание: Тонны на 1 км² можно пересчитать в объеме, исходя из того, что слой осадка толщиной в 1 м на площади в 1 га весит около 11083 т.

нерестятся и гибнут в глубине материка, они оставляют там запас ценных элементов питания, возвращенный из моря. Удаление из леса больших масс древесины без возврата содержащихся в ней минеральных веществ в почву (что в норме происходит, когда упавшие деревья разлагаются), несомненно, также обедняет нагорья, где запас элементов питания и без того уменьшен веками геологического выщелачивания и эрозии. Легко представить себе, что нарушение таких биологических механизмов возвращения веществ в круговорот может обеднить целую экосистему на многие годы, так как восстановление обменного фонда минеральных веществ может занять много времени. В таком случае необходимо придумать какие-то способы возвращения лимитирующих веществ (и сохранения их in situ) более эффективные, чем разведение рыбы или лесопосадки. Внезапно увеличивающийся из-за искусственно усиленной эрозии приток элементов питания в низины не обязательно благоприятствует функционированию низинных экосистем, поскольку эти системы могут не успевать ассимилировать элементы питания, проходящие через систему к морю, где, попав в неосвещенные слои воды, они оказываются вне биологического круговорота (по крайней мере на время). С неменьшей вероятностью организмы будут просто задушены потоком ила, грязи и песка или могут быть отравлены ядовитыми веществами.

6. Круговорот второстепенных элементов

Определения

Второстепенные элементы, подобно жизненно важным, нередко мигрируют между организмами и средой, хотя и не представляют какой-либо известной ценности для организмов. Большинство из

них участвуют в общем осадочном цикле, а некоторые поступают в атмосферу. Многие элементы, не относящиеся к биогенным, концентрируются в определенных тканях иногда благодаря химическому сходству с какими-то жизненно важными элементами, хотя такие их концентрации могут оказаться опасными. В настоящее время экологу приходится изучать круговорот целого ряда таких второстепенных элементов, главным образом потому, что они связаны с деятельностью человека; впрочем, всех нас должно тревожить увеличение объема токсических отходов, намеренно сбрасываемых или случайно попадающих в природную среду и примешивающихся к основным круговоротам жизненно важных элементов.

Объяснения

Большинство второстепенных элементов в концентрациях, обычных для многих природных экосистем, почти не оказывают влияния на организмы, возможно, потому, что организмы к ним адаптировались. Таким образом, миграции этих элементов мало интересовали нас, если бы в окружающую среду не слишком часто попадали побочные продукты горнодобывающей промышленности, различных производств, химической промышленности и современного сельского хозяйства, продукты, содержащие высокие концентрации тяжелых металлов, ядовитые органические соединения и другие потенциально опасные вещества. Поэтому для нас важны круговороты почти всех элементов! Даже очень редкий элемент, если он вносится в среду в форме высокотоксичного соединения металла или радиоактивного изотопа, может приобрести важное биологическое значение, так как даже небольшое (с геохимической точки зрения) количество такого вещества способно оказывать выраженный биологический эффект.

Примеры

Стронций — хороший пример ранее почти не изученного элемента, который сейчас служит объектом особого внимания, в связи с тем что радиоактивный стронций крайне опасен для человека и других позвоночных. По химическим свойствам стронций похож на кальций и поэтому, попав в организм, накапливается в костях и оказывается в тесном контакте с кроветворными тканями. Примерно 7% всего осадочного материала, стекающего вниз по рекам, составляет кальций. На каждые 1000 атомов кальция, движущихся к морю, приходится 2,4 атома стронция. Когда при производстве и испытаниях ядерного оружия, а также при работе атомных электростанций расщепляется уран, среди отходов оказывается радиоактивный стронций-90 — один из продуктов расщепления, характеризующийся очень длительным периодом полураспада.

Стронций-90, поступающий в биосферу, — новое вещество; он не существовал в природе до того, как человек расщепил атом. Ничтожные количества радиоактивного стронция, содержащиеся в осадках, выпадающих после испытаний атомного оружия, и утекающие из ядерных реакторов, мигрируют вместе с кальцием из почвы и воды в растения, животных и пищу человека, накапливаясь в его костях. По мнению некоторых медиков, в 1970 г. в костях людей содержалось уже достаточное количество стронция, чтобы он оказывал канцерогенное воздействие. Когда был объявлен международный запрет на испытание ядерного оружия в атмосфере, опасность на время уменьшилась. Радиоактивный цезий-137 — другой опасный продукт деления ядра по свойствам схож с калием и потому быстро циркулирует по пищевым цепям. Сейчас в резервуарах на атомных электростанциях хранятся большие количества радиоактивных продуктов расщепления. Как уже отмечалось, неумение избавляться от этих отходов мешает более широкому мирному использованию атомной энергии. Проблемы, связанные с опасными отходами, будут подробнее рассмотрены в гл. 5.

Ртуть — другой пример природного элемента, который мало влиял на организмы до наступления индустриальной эры, так как его концентрации и подвижность в природе малы. Разработка ме-

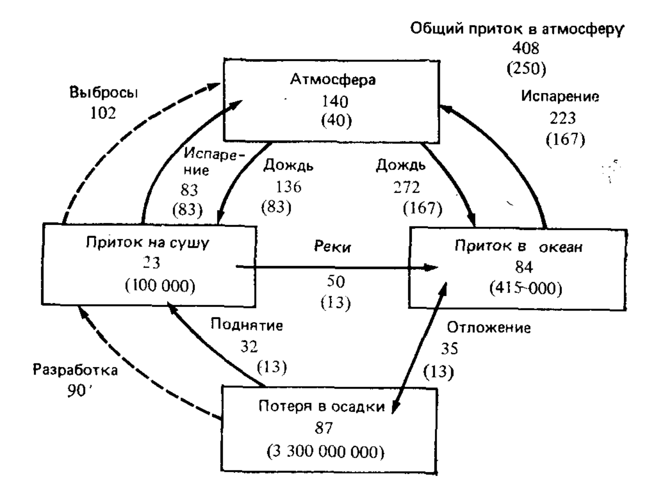


Рис. 4.13. Современный круговорот ртути в сравнении с ее круговоротом до появления человека. Запасы ртути (прямоугольники) указаны в сотнях тонн; ее перемещение (стрелки) — в сотнях тонн в год. В скобках даны оценки запасов и потоков, существовавших до появления человека. Своей деятельностью человек породил два новых потока (разработку и выбросы), показанных штриховой линией, и увеличил поток ртути в атмосферу на 60%, причем соответственно вырос и ее сток. (Wollast et al., 1975.)

сторождений и промышленное использование ртути изменили положение, и сейчас наличие ртути и других тяжелых металлов (например, кадмия, меди, цинка) стали серьезной проблемой. На рис. 4.13 современный круговорот ртути сравнивается с тем, который, по-видимому, существовал в природе до появления человека. Промышленная деятельность внесла два новых потока ртути — ее добычу и выбросы в атмосферу (пунктирные линии на рис. 4.13), в результате чего увеличились количества ртути, мигрирующие в почву и в реки, а это увеличило вероятность контакта ее с живыми организмами. Как и в случае многих других элементов, в круговороте ртути важную роль играют микроорганизмы. Они превращают нерастворимые ее формы в растворимую, очень подвижную и очень ядовитую метилртуть.

7. Круговорот элементов питания в тропиках

Определения

Характер круговорота элементов питания в тропиках, особенно влажных, и в северном умеренном поясе различается по ряду важных особенностей. В холодных районах бо́льшая часть органических веществ и доступных элементов питания все время находится в почве или в отложениях; в тропиках же гораздо больший процент этих веществ содержится в биомассе и циркулирует в пределах органической части экосистемы, чему способствуют различные биологические адаптации, в том числе мутуалистические отношения между микроорганизмами и растениями, удерживающие элементы питания. Если нарушить эту развившуюся в эволюции и хорошо организованную биотическую структуру, элементы питания быстро утрачиваются, особенно в местах, уже ими обедненных в результате выщелачивания, активно идущего в условиях высоких температур и обильных осадков. Поэтому стратегия земледелия умеренной зоны, основанная на монокультуре недолго живущих однолетних растений, совершенно непригодна для тропиков. Если человек хочет исправить ошибки прошлого и избежать экологических катастроф в будущем, ему необходимо пересмотреть с экологической точки зрения основу тропического земледелия в частности и всего управления ресурсами среды в целом. В то же время необходимо как-то сохранить богатое видовое разнообразие тропиков.

Объяснения

На рис. 4.14 сравнивается распределение органических веществ в северном и тропическом лесах. Интересно, что обе сравниваемые экосистемы содержат примерно одинаковое количество органиче-

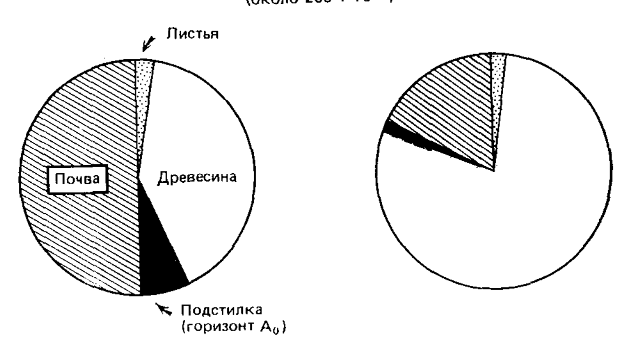


Рис. 4.14. Распределение органического углерода, накопленного в абиотическом (почва, подстилка) и биотическом (древесина, листья) блоках экосистем северного и тропического лесов. В тропическом лесу значительно бо́льшая доля общего органического вещества содержится в биомассе.

ского углерода, но в северном лесу более половины этого количества находится в подстилке и почве, а в тропическом более трех четвертей углерода содержится в растительных тканях. Другое сравнение северных и тропических лесов проводится в табл. 4.3. В тропическом лесу около 58% общего азота заключено в биомассе, 44% поднято над грунтом; в английском сосновом лесу эти величины соответственно равны 6 и 3%.

Таблица 4.3. Распределение азота (в $г \cdot м^{-2}$) в лесу умеренной зоны и в тропическом лесу. (По Ovington, 1962.)

	55-летний сосновый лес в Великобритании	Тропический галерный лес
Листья	12,4	52,6
Древесина над грунтом [1]	18,5	41,2
Корни	18,4	28,2
Подстилка	40,9	3,9
Почва	730,8	85,3
Азот над грунтом, %	3,0	44,0
Азот в биомассе, %	6,0	57,8
Отношение подземные части/надземные [2]	0,60	0,30
Отношение листья/древесина	0,34	0,76

[1] Без учета листьев. [2] С учетом листьев.

Когда вырубают лес в умеренном поясе, в почве остаются элементы питания, сохраняется ее структура, и с площади, освобожденной от леса, в течение многих лет «обычным» способом можно получать урожай, один или несколько раз в год проводя вспашку, высевая однолетние культуры и внося неорганические удобрения. Зимой низкие температуры способствуют удержанию в почве элементов питания и частично уничтожают вредителей и паразитов. Напротив, во влажных тропиках вырубка леса отнимает у земли способность удерживать элементы питания и поддерживать их циркуляцию (а также бороться с вредителями), так как здесь круглый год сохраняются высокие температуры и повторяются периоды выщелачивающих дождей. Очень часто продуктивность культур быстро падает, и земля забрасывается («залежное земледелие», о котором так много написано). Итак, на севере и круговороты элементов питания, и использование экологических сообществ в большей степени зависят от физических процессов, а на юге — от биологических. Конечно, в этом кратком выводе упрощены сложные ситуации, но именно этим контрастом объясняется с экологической точки зрения тот факт, что тропические и субтропические земли с их роскошными и продуктивными лесами или другой растительностью при ведении земледелия в «северном стиле» дают такие низкие урожаи.

Джордан и Эррера (Jordan, Herrera, 1981) подчеркивают, что величина «вклада» тропических лесов в механизмы круговорота, сохраняющие элементы питания, зависит от геологических особенностей и продуктивности экосистем конкретного района. Обширные области тропических лесов, например лесов, покрывающих почти всю восточную и центральную часть бассейна Амазонки, расположены на древних, сильно выщелоченных докембрийских почвах или же на бедных элементами питания песчаных отложениях. Эти олиготрофные земли поддерживают леса не менее роскошные и продуктивные, чем те, которые растут на более эвтрофных (т. е. плодородных) землях в горах Пуэрто-Рико, Коста-Рики и предгорьях Анд. Тропические дождевые леса на олиготрофных почвах экологически подобны роскошным коралловым рифам в бедных элементами питания водах центральной части Тихого океана (см. с. 16). Ключ к успеху в обеих экосистемах — тесная связь между автотрофами и гетеротрофами, включающая особые микроорганизмы-посредники.

Среди механизмов, особенно хорошо развитых в экосистемах дождевого леса на олиготрофных землях, Джордан и Эррера перечисляют следующие:

1. Корневые сплетения, образованные множеством тонких сосущих корней, пронизывающих поверхностную подстилку и быстро извлекающих элементы питания из листового опада и дождевой воды, пока они не вымыты. Корневые сплетения, по-видимому, ингибируют активность денитрифицирующих бактерий, блокируя этим утечку азота в воздух.

2. Микоризные грибы (см. с. 148), связанные с корневыми системами, служат ловушками элементов питания и значительно облегчают их повторное улавливание и удержание в биомассе. (Этот взаимно выгодный «симбиоз» распространен на олиготрофных землях умеренного пояса).

3. Вечнозеленые листья с толстой восковой кутикулой замедляют потерю воды и элементов питания деревьями и препятствуют поеданию растительноядными животными и нападению паразитов.

4. Длинные, заостренные кончики листьев, отводящие дождевую воду и уменьшающие этим вымывание элементов питания из кроны.

5. Водоросли и лишайники, покрывающие поверхность многих листьев и извлекающие элементы питания из дождевой воды и частью отдающие их листьям для немедленного всасывания; лишайники могут также фиксировать азот.

6. Толстая кора, препятствующая диффузии элементов питания из флоэмы во внешнюю среду и их потерю со стволовым стоком.

Подводя итог, можно сказать, что бедная элементами питания тропическая экосистема в естественных условиях способна поддерживать высокую продуктивность благодаря разнообразным механизмам, удерживающим эти элементы и, по словам Вента и Старка (Went, Stark, 1968), обеспечивающим «прямой круговорот», от растения к растению, в значительной мере минуя почву. Когда такие леса вырубают, чтобы освободить землю для сельского хозяйства или искусственных лесопосадок, эти механизмы разрушаются и очень быстро падает продуктивность, а с ней и урожай возделываемых культур. Если эту землю забрасывают, лес восстанавливается медленно или не восстанавливается вовсе. Напротив, леса эвтрофных районов более «упруги». Залежное земледелие на таких землях в конце концов не такая уж плохая идея.

Выведение и испытание сортов культурных растений с хорошо развитой микоризной и азотфиксирующей корневой системой и расширение использования многолетников экологически разумны в теплых климатических зонах (например, на Юго-Востоке США) и в тропиках. Выращивание риса на затопленных полях успешно идет в тропиках благодаря особым чертам этого древнего типа земледелия, способствующим сохранению элементов питания. На Филиппинах рисовые поля возделываются на одном и том же месте более 1000 лет (Sears, 1957) — рекорд, которым сегодня могут похвастаться немногие сельскохозяйственные системы. Эти рисовые террасы местами прерываются островками леса, которые исходно стали сохраняться благодаря религиозным табу. Чтобы избежать ситуации, о которой Хатчинсон (Hutchinson, 1967a) сказал так: «Технический нажим — и в результате экологический

срыв», следует прежде всего выяснить, не связана ли как-то эта чересполосица леса и рисовых полей с большой продолжительностью жизни этой производящей пищу системы. Не разобравшись с этим, нельзя спешить с рекомендацией уничтожить леса, чтобы освободить дополнительную площадь под рис.

Одно можно сказать с уверенностью: *высокомеханизированные агротехнические приемы, используемые в умеренной зоне, нельзя без изменений переносить в тропические районы.*

8. Пути возвращения веществ в круговорот: коэффициент возврата

Определения

Полезно рассмотреть предмет биогеохимии с точки зрения путей возврата веществ в круговорот, поскольку такая рециркуляция воды и элементов питания — жизненно важный процесс в экосистемах, приобретающий большое значение и для человека. Можно выделить пять основных путей возврата в круговорот: 1) через микробное разложение в детритный комплекс; 2) через экскременты животных; 3) прямая передача от растения к растению микроорганизмами-симбионтами, описанная в предыдущем разделе; 4) физическими процессами, в том числе прямым действием солнечной энергии; и 5) за счет энергии топлива, например при промышленной фиксации азота. Для рециркуляции требуется, чтобы рассеивалась энергия от какого-то источника, такого, как органическое вещество (пути 1, 2, 3), солнечный свет (путь 4) или топливо (путь 5). Можно сравнить размеры возврата веществ в круговорот в разных экосистемах, рассчитывая коэффициент рециркуляции — соотношение суммарных количеств веществ, циркулирующих между разными блоками системы и общим потоком вещества через всю систему.

Объяснения

Уместно будет подробно рассмотреть круговорот элементов питания в биологически активной части экосистемы. Вспомним, что так же была построена гл. 3, посвященная энергетике систем: сначала мы рассматривали общие вопросы энергетики среды, а затем — судьбу той небольшой доли энергии, которая участвует в пищевой цепи. Кроме того, в конце главы следует рассмотреть биологическую регенерацию веществ еще и потому, что, как уже подчеркивалось, возврат различных веществ в круговорот должен стать одной из главных задач, которые необходимо решать человечеству.

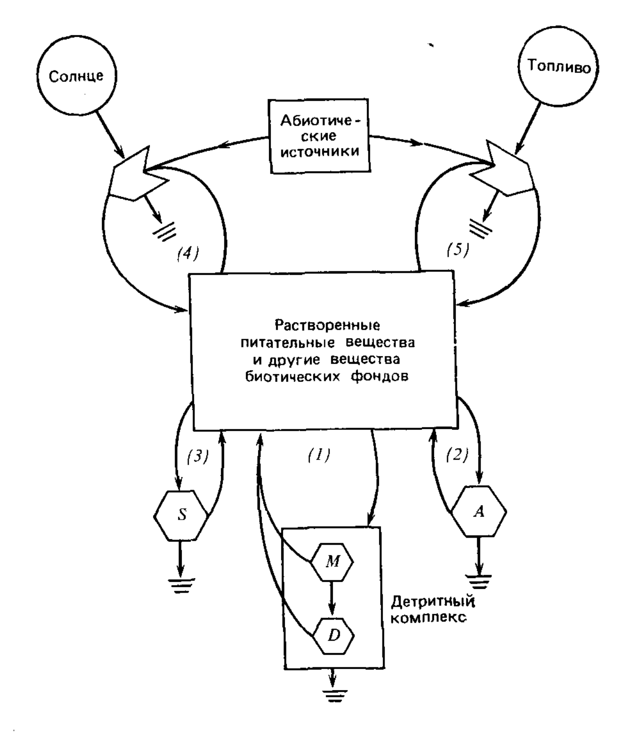


Рис. 4.15. Пять основных путей возврата веществ в круговорот *(1—5)*. *A* — животные; *M* — свободноживущие микроорганизмы; *S* — симбиотические микроорганизмы; *D* — детритоядные. Энергия для путей *1—3* поступает из органического вещества, а для путей *4—5* — от Солнца или топлива. Дальнейшие объяснения см. в тексте.

Основные пути возврата веществ в круговорот показаны на рис. 4.15. Согласно классическим представлениям, основными агентами регенерации элементов питания считались бактерии и грибы; действительно, в почвах умеренной зоны, где процесс регенерации лучше всего изучен, преобладает путь *1* (рис. 4.15). Сложные взаимодействия между бактериями и мелкими детритоядными животными довольно подробно описаны в гл. 2. Там, где мелкие растения, например трава или фитопланктон, активно выедаются животными, важную роль может играть путь возврата через экскременты животных (путь *2* на рис. 4.15). Иоханнес (Johannes, 1964) полагает, что в толще морской воды азот и фосфор регенерируются в основном из экскрементов животных; особо важную роль здесь играют мельчайшие животные (микрозоопланктон), которых невозможно задержать даже планктонными сетями и которые поэтому оставались вне поля зрения первых исследователей морских

сообществ. Измерения скорости оборота показывают, что зоопланктонные организмы за свою жизнь выделяют в воду в несколько раз больше элементов питания в растворимой форме, чем высвобождается в результате микробного разложения их трупов после их гибели (Harris, 1959; Rigler, 1961; Pomeroy et al., 1963, и многие другие работы). В состав этих выделений входят растворимые неорганические и органические соединения фосфора, азота и, кроме того, CO_2, которые могут непосредственно усваиваться продуцентами без предварительного разложения бактериями. Можно предположить, что и другие жизненно важные элементы питания регенерируются таким же образом.

Непосредственный возврат симбиотическими организмами (о чем говорилось в предыдущем разделе) обозначен на рис. 4.15 как путь *3*. Можно предположить, что этот путь особенно важен в системах с низким содержанием элементов питания, или олиготрофных. Вода, как мы видели (разд. 4), возвращается в круговорот в результате прямого воздействия солнечной энергии, а в результате процессов выветривания и эрозии, связанных с потоками воды вниз по течению, элементы осадочных пород выносятся из абиотического резервуара и попадают в биотические циклы (путь *4* на рис. 4.15). Человек вмешивается в ход циклов, когда он затрачивает энергию топлива на опреснение морской воды, производство удобрений или на получение из отходов различных металлов.

Наконец, следует отметить, что элементы питания могут высвобождаться из остатков растений и животных и из фекальных комочков даже без участия микроорганизмов, что доказано помещением этих материалов в стерильные условия. Этот способ возврата в круговорот можно назвать автолизом (саморастворением). В водных или влажных местообитаниях, особенно если погибшие растения и животные или неживые частицы малы (т. е. велико отношение их поверхности к объему), еще до начала разложения микроорганизмами может высвободиться от 25 до 75% элементов питания [см. обзор литературы (Johannes, 1968)]. Автолиз можно считать шестым важным путем возврата, не требующим затрат метаболической энергии. Как уже подчеркивалось в гл. 3, работа по возвращению веществ в круговорот, осуществляемая механическими или физическими процессами, может служить энергетической субсидией для всей системы. Разрабатывая систему очистки бытовых и промышленных сточных вод, человек очень часто находит выгодным затратить механическую энергию для распыления органического вещества, чтобы ускорить его разложение. Крупные животные также, без сомнения, способствуют высвобождению элементов питания из отмерших стволов, листьев и других крупных кусков детрита, механически размельчая их.

Возврат в круговорот — это не «безвозмездная» услуга, на нее почти всегда затрачивается энергия. Если источниками энергии для возвращения служат солнечный свет и органическое вещество, то людям не приходится непосредственно затрачивать дорогостоящие виды топлива. Если не нарушать природные механизмы рециркуляции и не отравлять их, то они в основном реализуют возврат в круговорот воды и элементов питания. Промышленные материалы (например, металлы), используемые в производстве, — совсем другое дело. Повторное их использование требует немалых затрат топлива и денежных средств, но, когда запасы этих материалов становятся ограниченными, другого выхода нет.

Коэффициент рециркуляции. Миграцию веществ внутри экосистем можно оценить по величине циркулирующей между отдельными блоками экосистемы массы материала в сравнении с массой вещества на входе в экосистему. Джордан, Клайн и Сэссер (Jordan, Kline, Sasser, 1972), предположив, что в лесах основная рециркуляция идет через деревья, использовали поток веществ через древесину для оценки количества кальция и марганца, циркулирующих в лесных экосистемах. Но, как указал Финн (Finn, 1976, 1978), такая оценка в лучшем случае сильно занижена, поскольку в лесу имеется много других субстратов и процессов для рециркуляции, особенно для сложных круговоротов, например круговорота азота. Финн предложил считать повторно используемую часть вещества суммой количеств, проходящих в круговороте через каждый отсек системы, и выдвинул понятие о коэффициенте рециркуляции:

$$CI = \frac{TST_c}{TST}.$$

Здесь CI — коэффициент рециркуляции, TST_c — рециркулируемая доля потока вещества через систему и TST — общий поток вещества через систему. Последняя величина определяется как сумма всех поступлений вещества минус изменение его запасов в системе, (если это изменение отрицательно), или же суммарный выход вещества плюс изменение его запасов (если оно положительно). Для расчета потоков и коэффициентов рециркуляции Финн применил матричный анализ, подобный тому, который использовал Хэннон (Hannon, 1973) для анализа входов—выходов.

На примере двух разных блоковых моделей Финн (Finn, 1978) рассчитал коэффициент рециркуляции кальция в водосборных бассейнах Хаббард-Брука (см. рис. 4.7); он оказался равным 0,76—0,80. Это означает, что около 80% общего потока кальция через систему используется в ней многократно. Для калия и азота коэффициенты рециркуляции оказались даже выше. В этом водосборном бассейне элементы питания по величине своего CI располагаются, по-видимому, следующим образом (от высокого к низкому): $K > Na > N > Ca > P > Mg > S$. Этот порядок связан с поступлениями каждого элемента извне, его подвижностью и потребностями в нем биоты. Коэффициенты, как правило, ниже для второстепенных

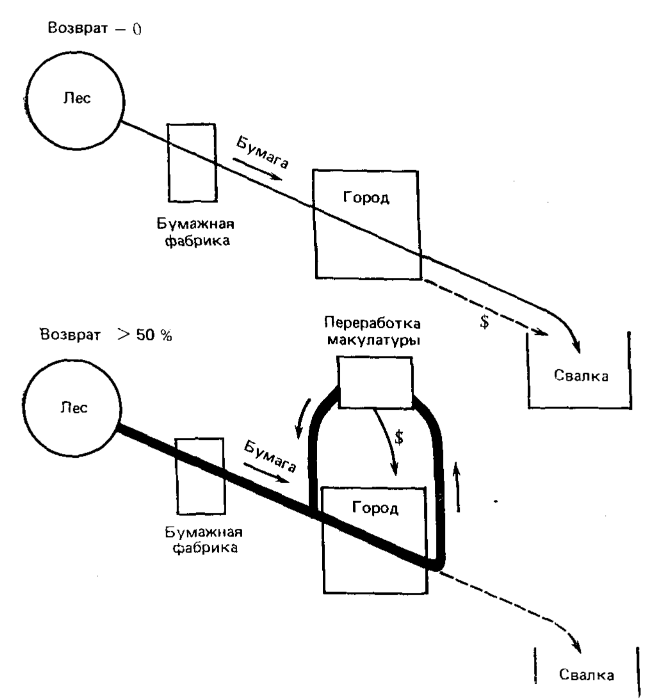


Рис. 4.16. *А*. Схема поясняет экологическую теорию возврата веществ в круговорот. Коэффициент возврата *CI* бывает низким (0—10%) либо на ранних стадиях развития экосистемы (сукцессии), либо при изобилии ресурсов, либо в случае несущественных для жизни элементов. *CI* высок (>50%) на зрелых стадиях развития экосистемы, при бедности ресурсов и в случае незаменимых для жизни элементов. Следует подчеркнуть, что для возврата веществ в круговорот требуется энергия (которая теряется безвозвратно). *Б*. Условия, не стимулирующие (*вверху*) и стимулирующие (*внизу*) вторичное использование бумаги. Вторичное использование бумаги выгодно для населения в целом, так как уменьшается вред, наносимый окружающей среде (лесам, рекам и земле), и налоги, идущие на очистку города. Для вторичного использования бумаги необходимо: 1) участие горожан, 2) система сбора (модифицированная система сбора мусора), 3) склады для сортировки и хранения, 4) заводы по переработке макулатуры, 5) система транспорта макулатуры на завод, 6) рынок для использованной бумаги и 7) выгода для города или сокращение расходов по сравнению с тем, когда бумажные отходы просто вывозят на свалку.

элементов, например для свинца, или жизненно важных элементов, потребность в которых, однако, очень невелика по сравнению с их доступностью, например для меди. Элементы, которые человек считает ценными, например платина и золото, используются повторно на 90% или более. Как и следовало ожидать, коэффициент рециркуляции энергии (потока калорий) равен нулю, поскольку, как неоднократно подчеркивалось в этой книге, энергия проходит все системы насквозь и не используется вторично.

Коэффициент рециркуляции не говорит о ее скорости, т. е. скорости, с которой вещества движутся по кругу. Эта скорость значительно выше в тропическом лесу или в теплом океане, чем в тундре или в холодном озере, но удовлетворительные способы ее количественного измерения пока не разработаны.

Повторное использование бумаги. Бумага — хороший пример рециркуляции в промышленно-городских системах, напоминающей рециркуляцию весьма важных элементов в природных системах. Как показано на рис. 4.16, *А*, рециркуляция в естественных экосистемах (коэффициент рециркуляции) возрастает при увеличении разнообразия и усложнении биотических компонентов экосистем, или по мере обеднения ресурсов в среде на входе, или по мере накопления в среде на выходе отходов, опасных для жизни в экосистеме, или же в ходе всех этих трех процессов вместе.

Пока мы имеем сколько угодно деревьев, бумажных фабрик и неиспользуемой земли для свалки ненужной бумаги, у нас нет стимулов к тому, чтобы затрачивать средства на технику и энергию, необходимые для повторного использования части бумаги, протекающей через город (рис. 4.16, *Б*). По мере того как в пригородах возрастает плотность населения, поднимается стоимость земли и сохранять свалки и места сброса отходов становится все труднее. Среда на входе также может оказывать давление, если запасы пригодной древесины или продукции фабрик неспособны удовлетворить спрос на бумагу. В обоих случаях оказывается «выгодно» подумать о вторичном использовании. Чтобы оно было успешным, должен существовать рынок сбыта для старых газет и картона, например фабрика по переработке макулатуры. Такая фабрика соответствует механизму экономии энергии путем рециркуляции или диссипативной структуре в природной экосистеме, например в экосистеме леса или кораллового рифа. Другими словами, ко всей системе приходится добавить новое, эмерджентное, свойство, если мы хотим, чтобы экономия, основанная на рециркуляции, была эффективной.

Но слишком часто бывает, что из-за инерции и политической раздробленности (местные власти, власти графства, штата и всей страны) города берутся за повторное использование материалов слишком поздно и несут моральные и материальные убытки от использования устаревших методов.

ГЛАВА 5

Лимитирующие факторы и физические факторы среды

1. Концепция лимитирующих факторов: «закон минимума» Либиха

Определения

Существование и успех любого организма или любой группы организмов зависит от комплекса определенных условий. Любое условие, приближающееся к пределу толерантности или превышающее его, называется лимитирующим условием, или лимитирующим фактором. При стационарном состоянии лимитирующим будет то жизненно важное вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму. Эта концепция известна как «закон минимума» Либиха. Она менее применима к «переходным состояниям», когда количества, а следовательно, и эффект многих составляющих быстро изменяются.

Объяснения

Идея о том, что выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, впервые была ясно показана в 1840 г. Ю. Либихом. Он был первым, кто начал изучение влияния разнообразных факторов на рост растений, установив (и с этим согласны и современные агрономы), что урожай культур часто лимитируется не теми элементами питания, которые требуются в больших количествах, такими, например, как двуокись углерода и вода (поскольку эти вещества обычно присутствуют в среде в изобилии), а теми, которые требуются в ничтожнейших количествах (например, цинк), но которых и в почве очень мало. Вывод Либиха о том, что «рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве», стал известен как либиховский «закон минимума».

Произведенная со времен Либиха огромная работа показала, что для успешного применения на практике данной концепции к ней надо добавить два вспомогательных принципа. Первый — ограничительный: *закон Либиха строго применим только в условиях стационарного состояния*, т. е. когда приток и отток энергии и веществ сбалансированы. Для наглядности представим себе гипотетическое озеро, главным лимитирующим фактором в котором является двуокись углерода; продуктивность находится в равновесии с количеством двуокиси углерода, поступающим от разложения органического вещества. Предположим далее, что свет, а также азот, фосфор и другие жизненно важные элементы при этом динамическом равновесии содержатся в избытке (т. е. в тот момент они не являются лимитирующими факторами). Если во время бури в воде растворится дополнительное количество двуокиси углерода, то продуктивность изменится и начнет зависеть также от других факторов. Пока скорость меняется, стационарного состояния нет и эффект минимума отсутствует. Результат зависит от концентрации *всех* имеющихся компонентов, а в переходный период она отлична от той скорости, с которой поступает наименее обильный компонент. По мере расходования разных компонентов продуктивность начинает быстро изменяться, пока один из них, возможно и на сей раз двуокись углерода, не станет лимитирующим. Скорость функционирования озерной экосистемы вновь будет управляться законом минимума.

Второй важный вспомогательный принцип касается *взаимодействия факторов*. Так, высокая концентрация или доступность одного вещества или действие другого (не минимального) фактора может изменять скорость потребления элемента питания, содержащегося в минимальном количестве. Иногда организм способен заменять, хотя бы частично, дефицитный элемент другим, химически близким. Так, в местах, где много стронция, в раковинах моллюсков кальций до некоторой степени заменяется стронцием. Показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свету, а в тени; таким образом, концентрация цинка в почве с меньшей вероятностью может быть лимитирующей для растений в тени, чем на свету.

Концепция пределов толерантности. Лимитирующим фактором может быть не только недостаток, на что указывал Либих, но и избыток таких, например, факторов, как тепло, свет и вода. Следовательно, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом; диапазон между этими двумя величинами составляет то, что принято называть *пределами толерантности*. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (Shelford, 1913), сформулировавший «закон толерантности». После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных. Особенно плодотворны так называемые «стрессовые эксперименты» в лаборатории или в поле, при

которых организмы подвергаются воздействию широкого диапазона условий (Hart, 1952). Такой физиологический подход помог экологам понять распределение организмов в природе; однако не все зависит от физических факторов. Известны такие ситуации, когда все физические условия не выходят за пределы толерантности организма, и все же организм не может к ним приспособиться вследствие разного рода биологических взаимодействий. Лабораторные опыты должны сопровождаться исследованиями интактных экосистем, поскольку в эксперименте мы имеем дело с особями, по необходимости изолированными от своих популяций и сообществ. Здесь мы снова возвращаемся к концепции эмерджентных свойств, обсуждавшейся в гл. 1.

Можно сформулировать ряд вспомогательных принципов, дополняющих «закон толерантности»:

1. Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий диапазон в отношении другого.

2. Организмы с широким диапазоном толерантности ко всем факторам обычно наиболее широко распространены.

3. Если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам. Например, по данным Пенмена (Penman, 1956), при лимитирующем содержании азота снижается засухоустойчивость злаков. Другими словами, он обнаружил, что при низком содержании азота для предотвращения увядания требуется больше воды, чем при высоком его содержании.

4. В природе организмы очень часто оказываются в условиях, не соответствующих оптимальному диапазону того или иного физического фактора, определенному в лаборатории. В таких случаях более важным оказывается какой-то другой фактор (или факторы). Например, некоторые тропические орхидеи при охлаждении лучше растут на ярком солнечном свету, чем в тени (Went, 1957); в природе же они растут только в тени, так как не могут выносить теплового действия прямого солнечного света. Как будет подробнее описано в гл. 7, пользоваться оптимальными условиями среды организмам часто мешают межпопуляционные и внутрипопуляционные взаимоотношения (например, конкуренция, хищники, паразиты и т. д.).

5. Период размножения обычно является критическим; в этот период многие факторы среды часто становятся лимитирующими. Пределы толерантности для размножающихся особей, семян, яиц, эмбрионов, проростков и личинок обычно уже, чем для неразмножающихся взрослых растений или животных. Так, взрослый кипарис может расти и постоянно погруженным в воду, и на сухом нагорье, но размножается он только там, где есть влажная, но не заливаемая почва для развития проростков. Взрослые голубые

крабы и многие другие морские животные могут переносить солоноватую воду или пресную воду с высоким содержанием хлорида, поэтому они часто заходят в реки вверх по течению. Но их личинки не могут жить в таких водах, так что вид не может размножаться в реке и не обосновывается здесь постоянно. Географическое распределение промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не взрослых особей. Можно было бы привести еще сотни подобных примеров.

Чтобы выразить относительную степень толерантности, в экологии существует ряд терминов, в которых используются приставки *стено-*, что означает узкий, и *эври-* — широкий. Итак,

стенотермный — эвритермный (в отношении температуры),
стеногидрический — эвригидрический (в отношении воды),
стеногалинный — эвригалинный (в отношении солености),
стенофагный — эврифагный (в отношении пищи),
стеноойкный — эвриойкный (в отношении выбора местообитания).

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Взаимоотношения между средой и организмами могут быть очень сложными, но, к счастью, не все возможные факторы среды одинаково важны в каждой данной ситуации или для каждого данного вида организмов. Изучая конкретную ситуацию, эколог обычно может выделить вероятные слабые звенья и сфокусировать свое внимание, по крайней мере вначале, на тех условиях среды, которые с наибольшей вероятностью могут оказаться критическими или лимитирующими. Если для организма характерен широкий диапазон толерантности к фактору, который отличается относительным постоянством и присутствует в среде в умеренных количествах, вряд ли такой фактор может оказаться лимитирующим. И наоборот, если известно, что тот или иной организм обладает узким диапазоном толерантности к какому-то изменчивому фактору, то именно этот фактор и заслуживает внимательного изучения, так как он может быть лимитирующим. Например, содержание кислорода в наземных местообитаниях настолько велико и он столь доступен, что редко служит лимитирующим фактором для наземных организмов, за исключением паразитов, обитателей почвы или больших высот. Напротив, в воде кислорода сравнительно мало, его содержание там нередко сильно варьирует, и вследствие этого для водных организмов, особенно животных, он часто служит важным лимитирующим фактором. Поэтому эколог-гидробиолог всегда имеет наготове прибор для определения количества кислорода и измеряет содержание этого газа в ходе изучения любой незнакомой ситуации. Экологу же, изучающему наземные экосистемы, гораздо реже приходится измерять содержание

кислорода, хотя, разумеется, для наземных организмов кислород не менее важен, чем для водных.

Короче говоря, основное внимание следует уделять тем факторам, которые «функционально важны» для организма на каких-то этапах его жизненного цикла. Смысл анализа условий среды, например при оценке воздействия человека на эту среду, не в том, чтобы составить длинный некритический список возможных «факторов», а в том, чтобы достичь гораздо более важных целей: 1) путем наблюдения, анализа и эксперимента обнаружить «функционально важные» факторы; 2) определить, как эти факторы влияют на особей, популяции и сообщества. Тогда удастся довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений.

Действительные пределы толерантности в природе почти всегда оказываются уже, чем потенциальный диапазон активности. Этот потенциальный диапазон часто определяют путем регистрации в лаборатории кратковременных поведенческих реакций, потому что в полевых условиях метаболические затраты на физиологическую регуляцию при экстремальных значениях факторов сужают диапазон толерантности. Если рыбе, обитающей в пруду, который получает нагретую воду от завода или электростанции, приходится тратить всю или почти всю метаболическую энергию на преодоление температурного стресса, то ей не хватит энергии на добывание пищи и на деятельность, связанную с размножением и сохранением вида в природе. При приближении условий к экстремальным значениям адаптации становятся все более дорогостоящими, а организм — все менее защищенным от других факторов, например болезней и хищников.

Примеры

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих концепцию лимитирующих факторов. Сравним, в частности, условия, в которых происходит успешное развитие яиц и вылупление у гольца *Salvelinus* и леопардовой лягушки *Rana pipiens*. Икра гольца развивается при температурах 0—12 °С с оптимумом около 4 °С. Икра лягушки развивается при 0—30 °С с оптимумом около 22 °С. Следовательно, икра гольца стенотермна и толерантна к низкой температуре, а икра лягушки по сравнению с ней эвритермна и толерантна к высокой температуре. Лососи вообще (и взрослые и икра) сравнительно стенотермны, но некоторые более эвритермны, чем голец. Конечно, и виды лягушек неодинаковы. Рассмотренные концепции и использование терминов, описывающих отношение к температуре, иллюстрируются на рис. 5.1. Появление в эволюции узких пределов толерантности можно рассматривать как форму специализации (см. главу, посвященную экосистемам), в результате которой бо́льшая эффективность достигается в ущерб адаптивности, причем в сообществе увеличивается разнообразие.

Антарктическая рыба *Trematomus bernacchii* и карпозубая рыба *Cyprinodon macularis*, обитающая в водоемах пустыни, представляют экстремальные формы в отношении пределов толерантности, что связано с очень резкими различиями в их местообитаниях. Диапазон переносимых температур составляет для *T. bernacchii* менее 4 °С (от —2 до +2 °С); она, таким образом, крайне

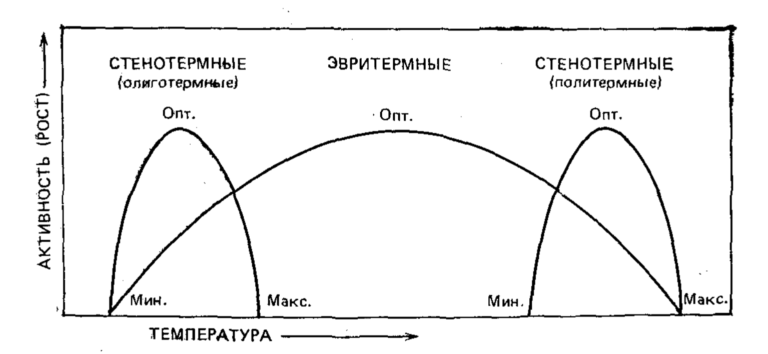


Рис. 5.1. Сравнение относительных пределов толерантности стенотермных и эвритермных организмов. У стенотермного вида минимум, оптимум и максимум сближены, так что небольшие изменения температуры, которые мало сказываются на эвритермном виде, для стенотермного часто критичны. Заметим, что стенотермные организмы могут быть толерантными к низким температурам (олиготермными), к высоким температурам (политермными) или могут обладать промежуточными свойствами. (По Ruttner, 1963.)

стенотермна и адаптирована к холоду. С повышением температуры до 0 °С интенсивность метаболизма у этой рыбы возрастает, но после того, как температура превысит 1,9 °С, интенсивность метаболизма вновь снижается. При этом рыба утрачивает способность к движению, впадая в тепловое оцепенение (Wohlschlag, 1960). Рыба, обитающая в водоемах пустыни, напротив, эвритермна и к тому же эвригалинна, выдерживая температуры от 10 до 40 °С и широкий диапазон солености (от пресных вод до более соленых, чем морская). Конечно, экологическая эффективность неодинакова по всему диапазону; например, усвоение пищи максимально при температуре 20 °С и солености 15% (Lowe, Heath, 1969).

На рис. 5.2 показан пример прогностической модели, основанной на выделении нескольких функционально важных факторов. После тщательных полевых исследований в богатом рыболовном районе (банка Джорджес-Банк у берегов Новой Англии), проведенных в 1940-х годах, Горден Райли и его сотрудники обнаружили, что могут предсказывать обилие и сезонное распределение

планктона с помощью некой формулы, основанной на ключевых лимитирующих факторах среды и физиологических коэффициентах, определенных в лабораторных опытах. Как видно из этого рисунка, важными для фитопланктона лимитирующими факторами

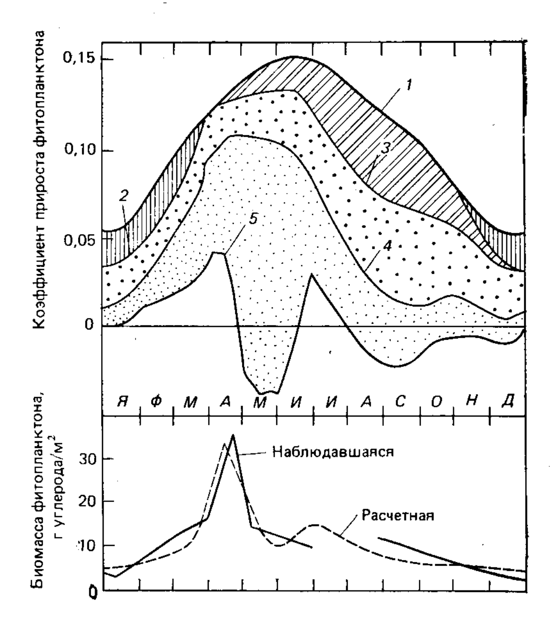


Рис. 5.2. Теоретическое влияние на фитопланктон шести лимитирующих факторов (*вверху*) и наблюдавшаяся и вычисленная плотности фитопланктона в течение одного годового цикла в водах Джорджес-Банка у берегов Новой Англии (*внизу*). Лимитирующие факторы: *1* — свет и температура; *2* — вихревые потоки, которые выносят клетки из фотической зоны; *3* — дефицит фосфатов; *4* — дыхание фитопланктона; *5* — выедание зоопланктоном. Только весной и в конце лета условия благоприятствуют быстрому росту популяции. (По Riley, 1952.)

оказались свет, температура, вихревые потоки, количество фосфата, дыхание и выедание зоопланктоном. В верхней части рисунка показано теоретически вычисленное действие лимитирующих факторов в разные сезоны года; в нижней части отображены измеренная и расчетная биомасса фитопланктона в определенном районе. Только весной и в меньшей степени в начале осени лимитирующие факторы настолько «ослабляют свою хватку», что популяции фитопланктона могут быстро расти. В общем разница между расчетными и фактически наблюдавшимися величинами не превышала 25%, что поразительно мало для такой сложной ситуации. Новаторская модель Райли имела огромное значение: она показала, что, разумно выбрав нужный фактор из многих действующих факторов, можно строить полезные прогностические модели сложных ситуаций. Таково полезное приложение концепции лимитирующих факторов.

А сейчас приведем несколько кратких примеров, еще раз иллюстрирующих и важность концепции ограничивающих факторов, и ограниченность самой концепции.

1. Экосистемы, развивающиеся на необычных геологических формациях, часто служат полезным объектом для анализа лимитирующих факторов, поскольку здесь может наблюдаться необычная редкость или обилие одного или нескольких важных химических элементов. Такая ситуация существует на серпентинитовых почвах, образовавшихся из магниево-железосиликатных пород, где мало основных биогенных элементов (Ca, P, N) и много магния, хрома и никеля, причем концентрация двух последних приближается к токсичной для организмов. Растительность таких почв имеет характерный угнетенный вид, резко контрастируя с растительностью на прилегающих обычных почвах, и в ней много эндемичных (т. е. встречающихся только здесь) видов и разновидностей. Несмотря на двойные ограничения, накладываемые недостатком основных биогенных элементов и обилием токсичных металлов, за геологическое время выработалось биотическое сообщество, которое может выносить эти условия, правда, за счет упрощения своей структуры и снижения продуктивности. Сравнение функционирования экосистемы на серпентинитовых и обычных почвах проводится у Мак-Нотона (McNaughton, 1968).

2. Залив Грейт-Саут-Бей в проливе Лонг-Айленд близ Нью-Йорка — наглядный пример того, как даже и полезный фактор, если он оказывается в избытке, может полностью изменить экосистему, в данном случае во вред человеку. Речь идет об эпизоде, который можно было бы назвать «Утки против устриц»; он хорошо документирован, и связь причины и следствия подтверждена опытами (Ryther, 1954). Создание больших утиных ферм вдоль рек, впадающих в залив, привело к сильному удобрению вод утиным пометом, из-за чего значительно увеличилась плотность фитопланктона. Циркуляция воды в заливе незначительна, поэтому элементы питания не вымывались в море, а накапливались. Такое увеличение первичной продуктивности было бы полезным, если бы не тот факт, что органическая форма внесенных элементов питания и низкое отношение N/P в них вызвали полную смену состава продуцентов. Обычный смешанный фитопланктон этих вод, состоящий из диатомовых и динофлагеллат, оказался почти полностью замещенным мелкими, малоизученными зелеными жгутиковыми, относящимися к родам *Nannochloris* и *Stichococcus* (самый обильный вид оказался неизвестным специалистам по морской ботанике, так что его описали как новый вид). Знаменитые «голубые» устрицы, годами процветавшие на рационе из обычного

фитопланктона и бывшие предметом выгодного водного хозяйства, не смогли использовать в пищу пришельцев и постепенно исчезли. Находили погибших от голода устриц, кишечник которых был забит непереваренными зелеными жгутиковыми. Исчезли и другие моллюски, и все попытки восстановить их популяции путем завоза из других районов не увенчались успехом. Эксперименты с культурами показали, что указанные зеленые жгутиковые хорошо растут в присутствии азота в форме мочевины, мочевой кислоты и аммиака, а диатомовая водоросль *Nitzchia* («обычный» фитопланктер) требует неорганического азота (нитрата). Стало ясно, что эти жгутиковые могут вызывать «короткое замыкание» в круговороте азота, так как им не нужно ждать, пока органическое вещество восстановится до нитрата (см. рис. 4.2). Этот случай — хороший пример того, как специализированный вид, редкий в обычных местообитаниях, где условия постоянно изменяются, «берет верх», когда устанавливаются необычные условия.

Этот пример показывает и то, что, как хорошо известно биологам, работающим в лаборатории, виды, обычные там, где отсутствует загрязнение, часто бывает трудно разводить в лаборатории, в условиях постоянной температуры и обогащенной питательной среды, поскольку эти виды адаптированы к совершенно противоположным условиям — низкому содержанию питательных веществ и колебаниям внешних факторов. Напротив, «сорные» виды, которые в природе редки или лишь преходящи, легко переводятся в культуру, так как они стенотрофны и хорошо растут в обогащенных (т. е. «загрязненных») средах. Хороший пример такого сорного вида — *Chlorella*, водоросль, которая часто используется в лабораториях исследования по физиологии фотосинтеза водорослей. Как уже отмечалось в гл. 2, ее усиленно предлагали для использования в космических полетах и для разрешения мировой продовольственной проблемы, но пока эти надежды не оправдались.

3. Примером эвригалинного организма, который в природе не живет в водах с оптимальной для его роста соленостью, может служить *Cordylophora caspa* (Coelenterata). Кинне (Kinne, 1956) детально изучил этот вид морского гидроида в лаборатории, контролируя условия солености и температуры. Он обнаружил, что соленость в 16% лучше всего способствует росту, но в природе организм всегда встречается не при такой, а при гораздо меньшей солености; очевидно, лимитирующим в данном случае является какой-то фактор (не исключено, что этот фактор биотический), имеющийся в природном местообитании, но отсутствующий в лабораторных культурах.

Полевые наблюдения и анализ всегда должны сочетаться с лабораторными экспериментами. Вероятно, ни одну природную ситуацию нельзя по-настоящему понять, исходя только из полевых наблюдений или только из данных экспериментов, поскольку каждый из этих подходов характеризуется своими явными ограничениями. Особенно легко вводят в заблуждение и приводят к преждевременным выводам поверхностные наблюдения, сделанные в условиях одной конкретной ситуации. Охотники, рыболовы, натуралисты-любители и вообще те, кто интересуется природой, часто оказываются внимательными наблюдателями, но склонны делать слишком поспешные выводы о лимитирующих факторах. Так, охотник, видя, как скопа ловит рыбу, а сокол бьет куропаток, делает вывод, что главный лимитирующий фактор для популяции рыбы и куропаток — хищник. Но после внимательного изучения ситуации, как правило, на первый план выдвигаются другие, более «глубинные», но менее заметные факторы, чем крупные хищники. К сожалению, много времени и денег тратится на сокращение численности хищников, а истинные лимитирующие факторы так и остаются невыясненными и численность животных, охраняемых от хищников, не увеличивается. Но там, где организмы ограничены небольшим пространством, хищничество действительно может быть важным лимитирующим фактором (см. пример 7).

4. Около 30 лет назад Андреварта и Бирч (Andrewartha, Birch, 1954) высказали предположение, что распределение и численность организмов могут зависеть от одних и тех же факторов, вызвав этим оживленную дискуссию в экологической литературе. Если принять их мнение, то изучение периферии ареала должно способствовать выявлению лимитирующих факторов. Однако многие экологи считают, что численность в центре ареала и распределение на его периферии могут управляться совершенно разными факторами, тем более что, как обнаружено Карсон (Carson, 1958) и другими генетиками, особи периферических популяций могут отличаться от особей центральных популяций по генотипу. В любом случае биогеографический подход приобретает особенно важное значение, если один или несколько местных факторов среды внезапно или существенно изменяются. Складывается нечто вроде естественного эксперимента, который часто предоставляет большие возможности, чем лабораторный, так как все факторы, кроме изучаемого, продолжают меняться обычным образом, а не поддерживаются искусственно на одном уровне, что не характерно для природной ситуации.

За последние 50—100 лет отмечено расширение ареалов размножения некоторых птиц. Это еще один случайный природный эксперимент, который помогает выявить лимитирующие факторы. Например, когда сравнительно недавно ареал таких процветающих в антропогенных биотопах (в городах, пригородах, на фермах) певчих птиц, как странствующий дрозд (*Turdus migratorius*), американский певчий воробей (*Melospiza melodia*) и крапивник домовый (*Troglodytes aedon*), расширился к югу, причиной, по-видимому, было изменение растительности, вызванное человеком,

так как температура и другие климатические факторы за это время заметно изменились (Odum, Burleigh, 1946; Odum, Johnston, 1951). Подробный обзор вторжений животных и связанных с этими вторжениями лимитирующих факторов дал Элтон (Elton, 1958).

5. Чтобы определить оптимальный район для выращивания той или иной сельскохозяйственной культуры, надо учитывать не

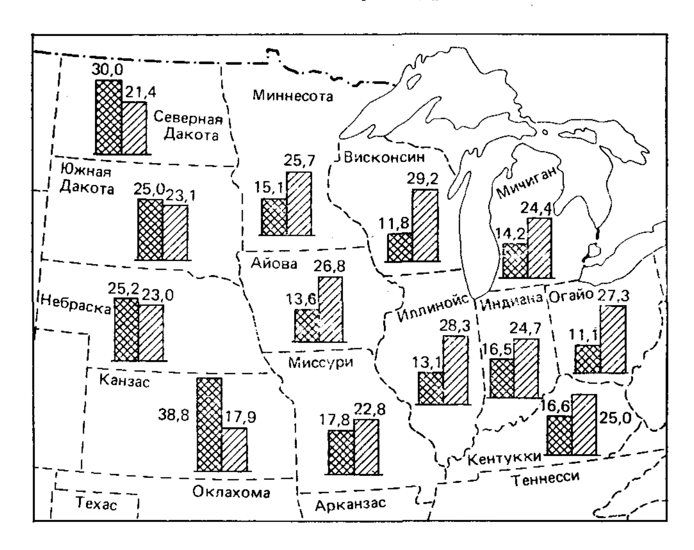


Рис. 5.3. Метод определения оптимальных районов возделывания сельскохозяйственных культур путем сравнения средних урожаев и изменчивости урожаев из года в год. Заштрихованные столбики — средние урожаи (в центнерах на 1 га), черные столбики — коэффициенты вариации урожаев ячменя в штатах бассейна верхней Миссисипи. (По Klages, 1942.)

только средние урожаи, но и их колебания из года в год. Клейгс (Klages, 1942) при определении штатов Среднего Запада США, оптимальных для выращивания ячменя, учитывал не только средний урожай за несколько лет, но и коэффициент вариации урожаев. Район с самым высоким средним урожаем и самым низким коэффициентом вариации (т. е. такой, в котором неурожаи редки) считается оптимальным. Как показано на рис. 5.3, такими оптимальными районами, выделенными с помощью этого метода, являются штаты Висконсин и Огайо.

6. Уже со времени Либиха весьма распространенным способом определения того, какие биогенные элементы могут быть лимитирующими факторами, стали так называемые эксперименты с искусственным обогащением. В эту широкую категорию входят и совершенно неколичественные опыты начального периода агрономии, когда методом «проб и ошибок» подбирались удобрения, и незапланированная антропогенная эвтрофикация, о которой мы уже говорили, и более продуманные опыты. Как было указано ранее, недостаток любого эксперимента с обогащением состоит в том, что он создает переходное (нестационарное) состояние, а этим затрудняется интерпретация результатов. Тем не менее, если достаточно хорошо было изучено исходное состояние экосистемы и если учитываются добавочные факторы, то этот подход может быть полезным и количественным. В качестве примера приведем эксперименты Менцеля и Райтера (Menzel, Ryther) и Менцеля, Халберта и Райтера (Menzel, Hulbert, Ryther, 1963). Исследователи поставили себе целью найти, какие элементы питания ограничивают продуктивность фитопланктона в Саргассовом море, которое называют иногда «морской пустыней». Эксперименты показали большое значение временно́го фактора. Опыты, длившиеся 1 ч, 24 ч и несколько дней, часто давали разные результаты, поскольку за продолжительный период видовой состав сообщества иногда менялся, реагируя на обогащение. Эти авторы пришли к выводу, что длительность таких опытов, если надо определить, какие факторы лимитируют исходную популяцию, не должна значительно превышать время генерации, или смены поколений. Вместе с тем результаты слишком кратковременных опытов также могут вводить в заблуждение. Например, в результате обогащения железом у фитопланктона в первые 24 ч повышается способность усвоения углерода, но, чтобы поддерживать такую повышенную продуктивность в течение нескольких дней, оказалось необходимым вносить также азот и фосфор. По мнению Менцеля и его сотрудников, основная ценность экспериментов по обогащению состоит в том, что они позволяют определить, какие популяции могли бы стать более продуктивными, если бы в воде содержалось больше элементов питания.

7. Один из экспериментальных подходов к выявлению биотических лимитирующих факторов требует удаления или введения популяций разных видов. Литораль скалистых морских берегов — подходящий биотоп для таких экспериментов. Многочисленные работы (Paine, 1966; Dayton, 1971; Connell, 1977, и др.) показали, что для литоральных сообществ характерны сильные доминирующие виды, способные вытеснить другие, занимающие то же положение в пищевой цепи. На узкой литорали пространство — это всегда потенциальный лимитирующий фактор, и основными факторами, препятствующими его захвату одним каким-то видом, служат хищничество (для животных) и выедание (для растений) (Dayton, 1975). Биологическая регуляция на уровне популяций будет подробнее рассмотрена в гл. 6.

8. Классическое исследование лимитирующего совместного действия многих факторов провел Маклиз (McLeese, 1956) на амери-

канских омарах. Он экспериментально выяснил диапазон толерантности омаров к температуре, солености и концентрации кислорода в воде, как в отдельности, так и в разных их комбинациях. При оптимальной солености омар может выдержать более высокую температуру, чем при пониженной, и то же относится к пониженной концентрации кислорода. Сублетальные значения того или

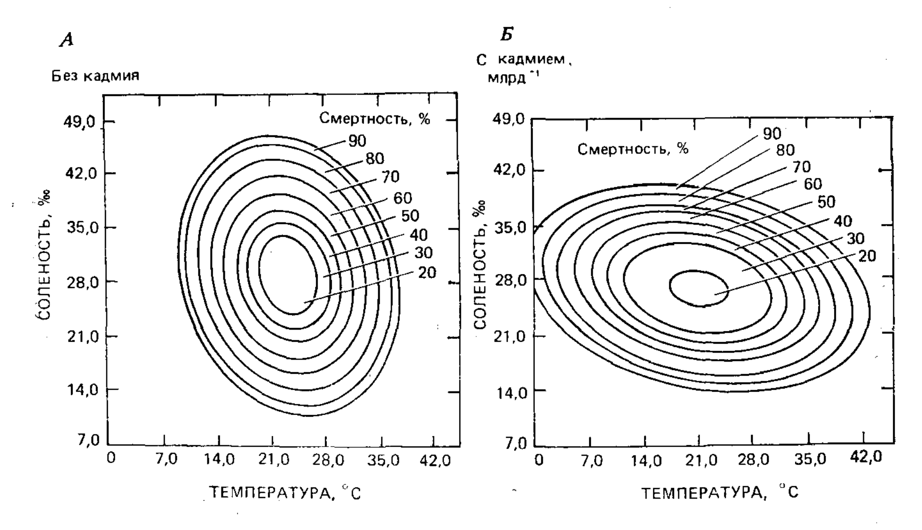


Рис. 5.4. Совместное влияние температуры, солености и концентрации кадмия (токсичного вещества) на смертность личинок краба. Оценки процентной смертности зоеа, личинок первой стадии манящего краба (*Uca pugilator*), основаны на величине поверхности, охватываемой кривой, которая отражает смертность, наблюдавшуюся при 13 комбинациях солености и температуры (*А*) и при добавлении 1 ч. кадмия на миллиард (*Б*). (По Vernberg et al., 1974.)

иного фактора, т. е. значения, которые еще могут выносить организмы, могут стать летальными, если не оптимален другой взаимодействующий фактор.

9. Еще один пример взаимодействия факторов показан на рис. 5.4, где отражена смертность личинок (зоеа) манящих крабов при разных комбинациях температуры и солености. Как уже отмечалось, диапазон толерантности у молоди обычно уже, чем у взрослых особей, поэтому сохранение вида в длительной перспективе может зависеть от способности ранних стадий развития выносить определенный комплекс условий. На рис. 5.4, *А* видно, что смертность личинок минимальна при температуре 25±5 °С и солености 30±5‰. Если в воду добавить очень небольшое количество кадмия — элемента, особенно токсичного для ракообразных, закономерность взаимодействия температуры и солености изменяется

(рис. 5.4, *Б*). Зона оптимума (внутренний овал, соответствующий наименьшей смертности) сокращается, и толерантность к солености сужается; но, что интересно, диапазон температурной толерантности несколько возрастает (овал с 50%-ной смертностью на рис. 5.4, *Б* простирается на несколько градусов ниже, чем на *А*).

2. Компенсация факторов и экотипы

Определения

Организмы не являются всего лишь рабами физических условий среды; они приспосабливаются сами и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние температуры, света, влажности и других физических факторов. Такая *компенсация факторов* особенно эффективна на уровне сообщества, но возможна и на уровне вида. Виды с широким географическим распространением почти всегда образуют адаптированные к местным условиям популяции, называемые *экотипами*. Их оптимумы и диапазон толерантности соответствуют местным условиям. Компенсация в отношении разных участков градиента температуры, освещенности и других факторов может сопровождаться появлением генетических рас (с морфологическими проявлениями или без них) или может быть просто физиологической акклимацией без генетических изменений.

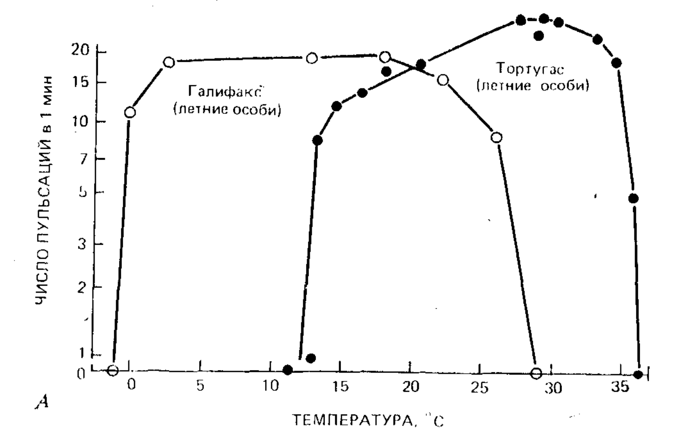
Объяснения

Вид, живущий на разных участках широкого градиента температуры или других условий, часто в разных частях своего ареала имеет различные физиологические, а иногда и морфологические особенности. Такие популяции, адаптированные к местным условиям, называются экотипами. Удобным методом для выяснения того, в какой степени образование экотипов сопровождается их генетическим закреплением, служит метод реципрокных пересадок. Мак-Миллан (McMillan, 1956), например, обнаружил, что прерийные злаки, принадлежащие к одному виду и идентичные по всем внешним признакам, при пересадке на экспериментальные участки в разных районах географического ареала совершенно по-разному реагировали на свет. В каждом случае они сохраняли приспособленную к исходному району периодичность роста и размножения. В прикладной экологии часто оставляли без внимания возможности генетического закрепления особенностей местных линий, между тем интродукция животных и растений с целью увеличения разнообразия популяций может окончиться неудачей, если вместо приспособленных к местным условиям линий исполь-

зуются особи из отдаленных областей. Компенсация факторов в местных или сезонных градиентах может также осуществляться за счет физиологической адаптации органов или сдвигов взаимоотношений «фермент—субстрат» на клеточном уровне. Сомеро (Somero, 1969), например, указывает, что кратковременная температурная компенсация основана на обратной зависимости сродства фермента к субстрату от температуры, а длительная эволюционная адаптация, скорее, изменяет само это сродство. У животных, особенно у крупных, с хорошо развитой локомоторной способностью, компенсация факторов возможна благодаря адаптивному поведению — они избегают крайностей местного градиента условий. Так, ящерицы могут днем выходить на солнце, а ночью прятаться под нагретые камни или в норки. Такая поведенческая регуляция может не менее эффективно поддерживать оптимальную температуру тела, чем внутренняя физиологическая регуляция, свойственная теплокровным позвоночным. На уровне сообщества компенсация факторов чаще всего осуществляется сменой видов по градиенту условий среды, как широтному, так и сезонному. Примеры будут приведены в гл. 6.

Примеры

Рис. 5.5 иллюстрирует два примера температурной компенсации — один на уровне вида, другой на уровне сообщества. Как показано на рис. 5.5, *А*, медуза, живущая в северных районах, может активно плавать при таких низких температурах, которые полностью подавили бы жизнедеятельность особей из южных популяций. Обе популяции адаптированы к плаванию примерно с одинаковой скоростью и обе в значительной степени способны сохранять эту скорость при изменении температуры в своих местообитаниях. На рис. 5.5, *Б* видно, что интенсивность дыхания всего сообщества в сбалансированном микрокосме в меньшей степени зависит от температуры, чем интенсивность дыхания одного вида (*Daphnia*). Отдельные виды сообщества обладают разными оптимумами и температурными реакциями. У них развиваются противоположно направленные адаптации и различные акклимации, что позволяет сообществу в целом компенсировать подъемы и падения температуры. В показанном здесь случае (рис. 5.5, *Б*) изменения температуры на 8—10 °С от той, к которой данный микрокосм был акклиматизирован, все же вызывают слабое снижение интенсивности дыхания, но оно незначительно по сравнению с изменением дыхания у *Daphnia* более чем вдвое при таком же изменении температуры. Таким образом, кривые зависимости метаболизма от температуры для экосистем в целом более пологи, чем для отдельных видов. Это, разумеется, еще один пример гомеостаза на уровне сообщества.



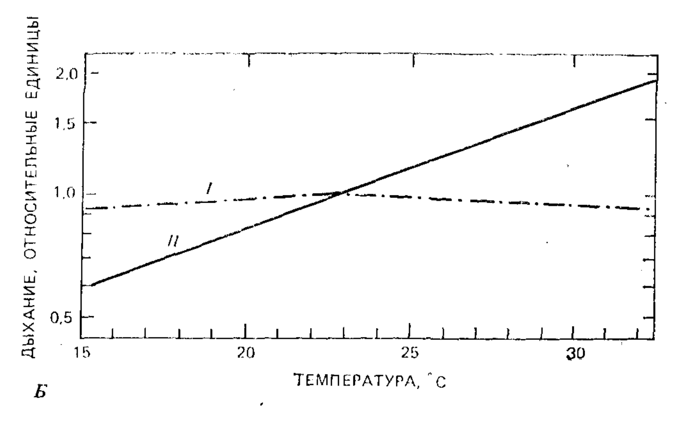


Рис. 5.5. Температурная компенсация на уровне вида и сообщества. *А*. Влияние температуры на плавательную активность у северных (Галифакс) и южных (Тортугас) особей одного и того же вида медузы (*Aurelia aurita*). Температуры в местах обитания были 14 и 29 °С соответственно. Обратите внимание, что каждая популяция акклиматизирована к плаванию с максимальной скоростью при температуре своего местообитания. Форма, адаптированная к низким температурам, отличается наиболее выраженной независимостью от температуры. (Bullock, 1955, по Mayer.) *Б*. Влияние температуры на дыхание сбалансированного лабораторного микрокосма (*I*) и одного вида, входящего в этот микрокосм — мелкого ракообразного *Daphnia* (*II*). Относительное изменение скорости образования CO_2 отложено на графике как отношение к этому же показателю при 23 °С — температуре, к которой микрокосм был адаптирован. (По *Beyers* 1962.)

Компенсация имеет место как на сезонных, так и на географических градиентах. Поразительный и хорошо изученный пример этого — креозотовый куст *Larrea*, преобладающий в растительности жарких пустынь на юго-западе США. Хотя для *Larrea* характерен фотосинтез C_3-типа, не особенно хорошо приспособленный к жарким и сухим условиям (см. с. 44), это растение благодаря акклимации может летом сдвигать свой температурный оптимум выше по сравнению с зимой. Высокая интенсивность фотосинтеза поддерживается и акклимацией к стрессу, вызываемому засухой и измеряемому по водному потенциалу листа. Более подробные сведения, касающиеся акклимации, можно найти в работе Муни и др. (Mooney et al., 1976).

В местообитаниях, бедных элементами питания, их недостаток часто компенсируется эффективным круговоротом этих элементов между автотрофами и гетеротрофами. Мы уже упоминали в этой связи коралловые рифы и дождевые тропические леса. Мак-Карти и Голдмен (McCarthy, Goldman, 1979) сообщают, что количество азотсодержащих соединений в водах Северной Атлантики так мало, что не может быть выявлено обычными приборами. И все же для фитопланктона характерен активный фотосинтез. Общая нехватка азота компенсируется быстрым и эффективным поглощением биогенных элементов, высвобождающихся из экскрементов зоопланктона и благодаря жизнедеятельности бактерий.

Обзоры работ, касающихся физиологических основ компенсации факторов, опубликовал Баллок (Bullock, 1955), Фрай (Fry, 1958) и Проссер (Prosser, 1967).

3. Условия существования как регулирующие факторы

Определения

На суше экологически важными факторами среды являются свет, температура и вода (осадки); в море — это свет, температура и соленость. В пресных водах основную роль могут играть другие факторы, например содержание кислорода. В любой среде большое значение имеют химическая природа и скорость оборота основных реальных элементов питания. Все эти физические условия существования могут быть не только лимитирующими, «вредными» факторами, но и регулирующими, влияющими благотворно. Адаптированные организмы так реагируют на эти факторы, что сообщество организмов как бы ослабляет вредные эффекты и достигает максимальной эффективности и наиболее устойчивого в данных условиях гомеостаза.

Объяснения и примеры

Организмы не только приспосабливаются к физическим факторам среды в том смысле, что переносят их воздействие, но и используют естественную периодичность изменений этих факторов для распределения своих функций во времени и «программирования» своих жизненных циклов таким образом, чтобы использовать благоприятные условия. Учитывая взаимодействия между организмами и взаимный естественный отбор (сопряженная эволюция; см. т. 2, с. 208), все сообщество становится запрограммированным для реакции на сезонные и другие ритмы. В биологической литературе можно найти множество примеров адаптивных реакций. Обычно они собраны по систематическому принципу (Environmental Control of Plant Growth, ed. by Evans, 1963) или по местообитаниям (Adaptations of Intertidal Organisms ed. by Lent, 1969). Здесь невозможно подробно рассмотреть регуляторные адаптации, но приведем два примера, чтобы выделить моменты, особо интересные с экологической точки зрения.

Надежный сигнал, по которому организмы умеренных зон упорядочивают во времени свою активность, — это длина дня, или *фотопериод*. В отличие от большинства других сезонных факторов длина дня в данное время года и в данном месте всегда одинакова. Амплитуда ее сезонных изменений возрастает с географической широтой, что позволяет организмам учитывать не только время года, но и широту местности. В Виннипеге (Канада) максимальный фотопериод — 16,5 ч (июнь), а минимальный — 8 ч (конец декабря). В Майами (Флорида, США) размах колебаний составляет всего от 13,5 до 10,5 ч. Фотопериод рассматривают как некое «реле времени» или пусковой механизм, включающий последовательность физиологических процессов, приводящих к росту и цветению многих растений, линьке и накоплению жира, миграции и размножению у птиц и млекопитающих и к наступлению диапаузы (стадии покоя) у насекомых. Фотопериодизм связан с широко известным механизмом *биологических часов* и служит универсальным механизмом регулирования функций во времени. Самое общее и, возможно, самое основное проявление этого механизма — циркадианный ритм (от лат. circa — около, dies — день), или способность распределять во времени и периодически повторять свои функции даже в отсутствие таких явных внешних «сигналов времени», как освещенность. Биологические часы связывают между собой ритмы факторов среды и физиологические ритмы, позволяя организмам предвидеть суточную, сезонную, приливно-отливную и другую периодичность. Обзор теорий биологических часов дан в работах Брауна, Хастингса и Пальмера (Brown, Hastings, Palmer, 1970); обзор экологических аспектов эндогенной ритмики см. у Инрайта (Enright, 1970).

Длина дня воспринимается чувствительными рецепторами, такими, как глаза у животных или специальный пигмент в листьях растений, а эти рецепторы в свою очередь активируют один или несколько цепных механизмов, включающих гормоны и ферменты, которые вызывают соответствующий физиологический или поведенческий ответ. Точно не известно, какой компонент этой последовательности измеряет время. Хотя высшие растения и животные резко различаются морфологически, связь с фотопериодичностью среды у них сходна.

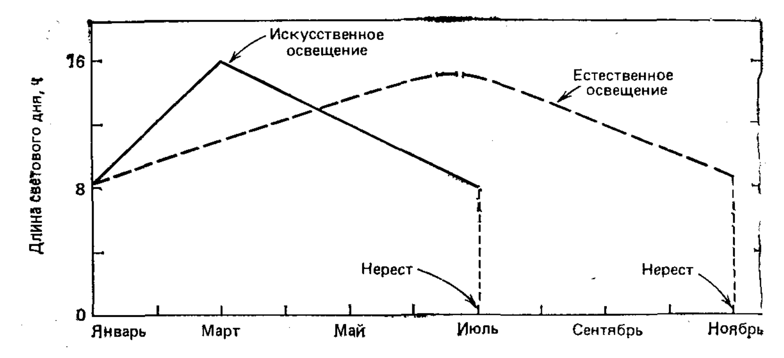


Рис. 5.6. Регуляция сроков размножения гольца путем изменения фотопериода. Голец обычно размножается осенью, но искусственное увеличение дня весной и уменьшение его затем летом как бы имитирует осенние условия, в результате чего нерест происходит в июле. (По Hazard, Eddy, 1950.)

Некоторые высшие растения цветут при увеличении длины дня, их называют растениями длинного дня; другие зацветают при сокращении длины дня (когда он продолжается менее 12 ч), их называют растениями короткого дня. Животные также реагируют на длинный или короткий день. У многих (но далеко не у всех) организмов, чувствительных к фотопериоду, настройку биологических часов можно изменить экспериментальным (искусственным) изменением фотопериода. Как видно на рис. 5.6, искусственно ускорив изменение светового режима, можно вызвать нерест гольца на 4 мес раньше, чем в природе. Цветоводы, изменяя фотопериод, часто вызывают внесезонное цветение растений. Перелетные птицы в течение нескольких месяцев после осеннего перелета нечувствительны к фотопериоду. Видимо, короткие осенние дни необходимы для того, чтобы «перевести» биологические часы и подготовить эндокринную систему к реакции на длинные дни. Если после конца декабря искусственно увеличить длину дня, то это вызовет последовательность явлений, обычно происходящих весной,— линьку, накопление жира, миграционное беспокойство и увеличение

гонад. Физиология этой реакции у птиц сейчас довольно хорошо изучена [см. обзоры Фарнера (Farner, 1964, 1964a)], но не ясно, наступает ли осенняя миграция непосредственно под влиянием короткого дня, или же здесь играют роль биологические часы, «заведенные» длинным весенним фотопериодом.

Любопытно, что у некоторых насекомых на фотопериодизме основан своего рода контроль рождаемости. Длинные дни в конце весны и в начале лета вызывают в «мозгу» (точнее, в ганглии нервной цепочки) образование нейрогормона, под влиянием которого возникают диапаузные, или покоящиеся, яйца, дающие личинок только следующей весной, сколь благоприятными в данный момент ни были бы температурные, кормовые и другие условия (Beck, 1960). Таким образом, рост популяции сдерживается еще до того, как запасы пищи станут лимитирующим фактором.

Было показано, что количество подземных азотфиксирующих корневых клубеньков у бобовых (см. рис. 4.3) регулируется фотопериодом, действующим через листья растений. Азотфиксирующие клубеньковые бактерии для своего функционирования нуждаются в энергии пищи, а пища производится листьями растений. Чем больше света получают растения и чем больше в них содержится хлорофилла, тем больше пищи могут получить бактерии. Таким образом, фотопериод способствует максимальной координации между активностью растения и его партнеров — микроорганизмов.

В отличие от длины дня количество осадков в пустыне совершенно непредсказуемо, тем не менее однолетние растения, обычно составляющие большую часть флоры пустынь, используют этот фактор в качестве регулятора. Семена многих таких видов содержат ингибитор прорастания, который должен быть вымыт каким-то минимальным количеством осадков (например, 1 см или больше). Этого количества будет достаточно для завершения жизненного цикла от семени до семени. При помещении таких семян в теплицу во влажную почву они не прорастают, однако после орошения искусственным «дождем» нужной силы быстро начинают прорастать (Went, 1955). Оставаясь в почве, семена могут сохранять жизнеспособность в течение многих лет, как бы ожидая подходящего дождя; вот почему вскоре после сильного дождя пустыня буквально зацветает, быстро покрываясь цветущими растениями.

4. Краткий обзор важных лимитирующих физических факторов

В своем широком варианте концепция лимитирующих факторов не ограничивается физическими факторами, поскольку биологические взаимоотношения («взаимодействия» или «биологические факторы

среды») не менее важны как регуляторы распределения и численности организмов в природе. Однако биологические факторы будут рассмотрены в гл. 6 и 7, посвященных популяциям и сообществам; здесь же мы рассмотрим физические и химические аспекты среды. Чтобы изложить все известное по этому вопросу, потребовалась бы целая книга, а это не входит в задачу нашего обзора экологических принципов. Поэтому мы лишь кратко перечислим основные моменты, заслуживающие изучения с точки зрения экологов.

Температура

Диапазон существующих во Вселенной температур равен тысячам градусов, и по сравнению с ним пределы, в которых может существовать жизнь, насколько это нам известно, очень узки — примерно 300 °С, от —200 °С до +100 °С[1]. На самом деле большинство видов и большая часть активности приурочены к еще более узкому диапазону температур. Определенные организмы, особенно в стадии покоя, могут существовать, по крайней мере некоторое время, при очень низких температурах; отдельные виды микроорганизмов, главным образом бактерий и водорослей, способны жить и размножаться в горячих источниках при температуре, близкой к точке кипения. Верхний температурный предел для бактерий горячих источников лежит около 88 °С, для сине-зеленых водорослей — около 80 °С, а для самых устойчивых рыб и насекомых — около 50 °С (Brock, 1967). Как правило, верхние предельные значения фактора оказываются более критическими, чем нижние, хотя, по-видимому, многие организмы вблизи верхних пределов диапазона толерантности функционируют более эффективно. Диапазон колебаний температуры в воде обычно меньше, чем на суше, и диапазон толерантности к температуре у водных организмов обычно уже, чем у соответствующих наземных животных. Таким образом, температура представляет важный и очень часто лимитирующий фактор. Температурные ритмы вместе со световыми, приливно-отливными и ритмами изменения влажности в значительной степени контролируют сезонную и суточную активность растений и животных. Температура часто создает зональность и стратификацию в водных и наземных местообитаниях. К тому же температура относится к тем факторам среды, которые легко поддаются измерению. Ртутный термометр, один из первых и наиболее распространенных точных научных приборов, недавно вытеснен электронными датчиками, такими, как платиновые термометры сопротивления, термопары (спаи двух разных металлов) и термисторы (чувствительные к температуре резисторы из окислов металлов), которые позволяют не только производить измерения в труднодоступных местах, но и вести постоянную автоматическую регистрацию измерений. Кроме того, успехи в технике телеметрии позволяют передавать по радио данные о температуре тела, например, ящерицы, сидящей глубоко в норе, или перелетной птицы, парящей высоко в воздухе.

[1] Недавно в горячих источниках, бьющих на дне Тихого океана у входа в Калифорнийский залив, обнаружены бактерии, для которых оптимальна температура в 250 °С (см. Nature, 1983, v. 303, p. 423). Правда, не исключено, что речь идет об артефакте (см. Nature, 1984, v. 310, p. 430). — *Прим. перев.*

Изменчивость температуры крайне важна с экологической точки зрения. Температура, колеблющаяся от 10 до 20 °С (при средней температуре, равной 15 °С), не обязательно действует на организмы так же, как постоянная температуры 15 °С. *Жизнедеятельность организмов, которые в природе обычно подвергаются воздействию переменных температур* (что имеет место в большинстве районов с умеренным климатом), *подавляется частично или полностью или замедляется при воздействии постоянной температуры.* Так, в своем первом исследовании в данной области Шелфорд (Shelford, 1929) обнаружил, что яйца, личинки и куколки яблонной плодожорки в условиях колеблющейся температуры развиваются на 7 или 8% быстрее, чем при постоянной температуре, равной средней температуре в опыте. В другом эксперименте (Parker, 1930) с помощью переменной температуры удалось ускорить развитие яиц кузнечика в среднем на 38,6%, а нимф — на 12% по сравнению с развитием при постоянной температуре.

Не ясно, обусловлен ли этот ускоряющий эффект самими колебаниями температуры или усиленным ростом, который вызывается временным повышением температуры и не компенсируется замедлением роста при ее понижении. Во всяком случае, стимулирующий эффект переменных температур, по крайней мере в умеренной зоне, можно считать четко установленным, и это необходимо подчеркнуть, поскольку лабораторные эксперименты проводятся обычно при постоянной температуре.

Поскольку организмы чувствительны к изменениям температуры и поскольку температуру легко измерить, ее роль как лимитирующего фактора иногда переоценивают. Подобных выводов надо остерегаться; иногда другие, не измеренные факторы могут быть важнее. О распространенной способности растений, животных и особенно сообществ компенсировать температуру или акклимироваться к ней упоминалось выше. Начинающему экологу можно посоветовать при изучении конкретного организма или проблемы непременно учитывать температуру, но не ограничиваться только этим.

Излучение: свет

Пирс (Pearse, 1939) удачно заметил, что в отношении света организмы стоят перед дилеммой: с одной стороны, прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма, с другой — свет служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь. Поэтому многие морфологические и поведенческие характеристики организмов связаны с решением этой проблемы. В самом деле, как мы уже отмечали при обсуждении гипотезы Геи (см. гл. 2, разд. 4) и рассмотрим в гл. 8, эволюция биосферы в целом была направлена главным образом на «укрощение» поступающего солнечного излучения, использование его полезных составляющих и ослабление вредных или на защиту от них. Таким образом, свет — это не только жизненно важный фактор, но и лимитирующий, причем и на максимальном, и на минимальном уровнях. Ни один из факторов так не интересен для экологов, как свет!

Общая характеристика излучения, воздействующего на организмы, основные особенности его распределения по областям спектра, а также главенствующая роль солнечного излучения в энергетике экосистем были описаны в гл. 3. Поэтому здесь мы рассмотрим свет лишь как лимитирующий и регулирующий фактор. Излучение представляет собой электромагнитные волны самой разной длины. Как показано на рис. 5.7, через атмосферу Земли легко проходит свет, соответствующий двум областям спектра. Это видимый свет и соседние с ним области, а также радиоволны длиной более 1 см. Не известно, имеют ли экологическое значение длинные радиоволны, хотя, по мнению некоторых исследователей, эти волны имеют определенное значение для перелетных птиц и других организмов. Как показано на рис. 3.2, солнечное излучение, проходящее через верхние слои атмосферы и достигающее поверхности Земли, состоит из электромагнитных волн длиной примерно от 0,3 до 10 мкм; это соответствует 300—10 000 нм, или 3000—100 000 Å[1]. Видимая, т. е. воспринимаемая человеческим глазом область спектра, охватывает диапазон волн от 3900 до 7600 Å, или от 390 до 760 нм (рис. 5.7). На рис. 5.7 отмечено также взаимодействие излучения с веществом для разных диапазонов и виды датчиков для выявления и измерения этого излучения. Роль ультрафиолетового (с длинами волн менее 390 нм) и инфракрасного (длины волны больше 760 нм) излучения была рассмотрена в гл. 3. Роль высокоэнергетического, очень коротковолнового γ-излучения и других типов ионизирующего излучения как экологического лимитирующего фактора в наш атомный век связана со многими

[1] Микрометр (мкм) — одна тысячная миллиметра (10^{-3} мм); нанометр — одна миллионная миллиметра (10^{-6} мм); ангстрем (Å) — одна десятая нанометра (10^{-7} мм).

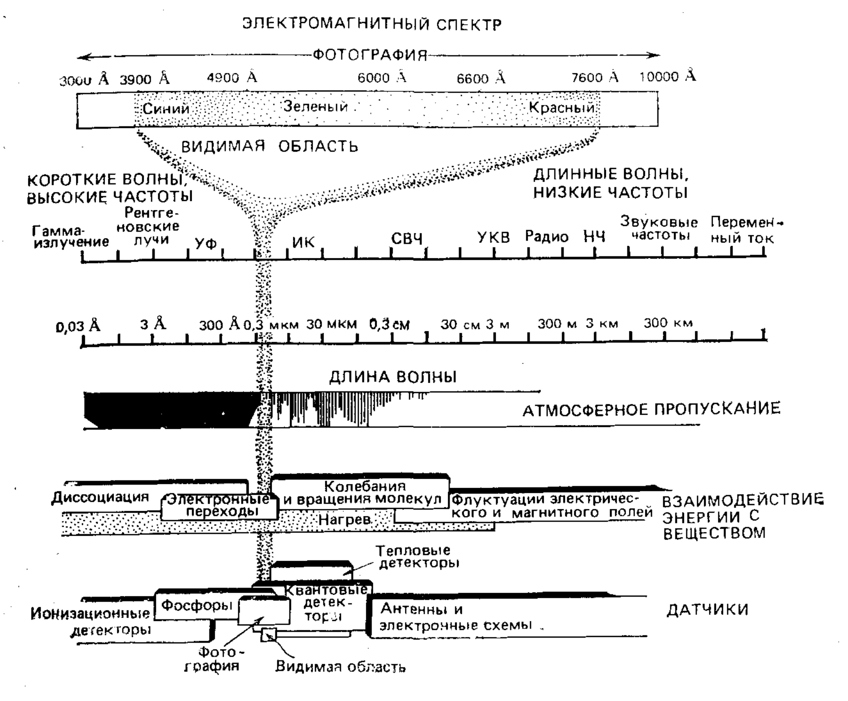


Рис. 5.7. Электромагнитный спектр и его видимая область. Показаны атмосферное пропускание, энергетические процессы, связанные с поглощением и испусканием электромагнитных волн, и методы обнаружения волн разной длины (частоты). Å (ангстрем) = 0,1 нанометра (нм) = 0,0001 микрометра (мкм). (*С изменениями по* Colwell et al., 1963).

сложными и специальными соображениями и будет рассмотрена в следующем разделе.

Для экологов важны качественные признаки света (длина волны или цвет), интенсивность (действующая энергия в калориях или фут-канделах) и продолжительность воздействия (длина дня). Известно, что и животные, и растения реагируют на различные длины волн света. Цветовое зрение распространено в разных таксономических группах животных «пятнисто»; оно, по-видимому, хорошо развито у одних видов членистоногих, рыб, птиц и млекопитающих, но отсутствует у других видов тех же групп (например, среди млекопитающих цветовое зрение хорошо развито только у приматов). Интенсивность фотосинтеза несколько варьирует с изменением длины волны света. В наземных экосистемах качественные харктеристики солнечного света не настолько изменчивы, чтобы это сильно влияло на интенсивность фотосинтеза, но при прохождении света через воду красная и синяя области спектра

отфильтровываются и получающийся зеленоватый свет слабо поглощается хлорофиллом. Однако живущие в море красные водоросли (Rhodophyta) имеют дополнительные пигменты (фикоэритрины), позволяющие им использовать эту энергию и жить на большей глубине, чем зеленые водоросли.

Как показано в гл. 3, интенсивность света (т. е. поступление энергии), падающего на автотрофный ярус, управляет всей экосистемой, влияя на первичную продукцию. И у наземных, и у водных растений интенсивность фотосинтеза связана с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня *светового насыщения,* за которым во многих случаях следует снижение интенсивности фотосинтеза, при высоких интенсивностях прямого солнечного света. Как было отмечено в гл. 2, разд. 5, для C_4-растений световое насыщение достигается при более высоких интенсивностях; фотосинтез у них не ингибируется полным солнечным светом.

Как и следовало ожидать, в данном случае вступает в действие компенсация факторов, поскольку отдельные растения и целые сообщества приспосабливаются к разным интенсивностям света, становясь «адаптированными к тени» (т. е. достигают насыщения при низкой интенсивности) или «адаптированными к прямому солнечному свету» (см. рис. 3.8). Диатомовые, живущие в песке пляжей или на илистой литорали, интересны тем, что максимальный фотосинтез достигается у них при интенсивности света менее 5% интенсивности прямого солнечного света и чистая продукция образуется при интенсивности света менее 1% полной (Taylor, 1964). Однако при высокой интенсивности света продукция у этих диатомовых подавляется лишь незначительно. Морской фитопланктон также адаптирован к низкой интенсивности света, но свет высокой интенсивности, напротив, очень сильно его подавляет, и в результате максимум продукции в океане приходится обычно не на поверхностный слой, а на слой, лежащий несколько ниже (см. рис. 3.6).

Роль продолжительности освещения, или фотопериода, была рассмотрена выше.

Ионизирующее излучение

Излучение с очень высокой энергией, которое способно выбивать электроны из атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных *ионов*, называется ионизирующим излучением. Свет и большая часть солнечного излучения не обладают такой способностью. Полагают, что ионизация является основной причиной радиационного повреждения цитоплазмы и что степень повреждения пропорциональна числу пар ионов, образовавшихся в поглощающем веществе. Источником

ионизирующего излучения служат радиоактивные вещества, содержащиеся в горных породах; кроме того, оно поступает из космоса. Те изотопы элементов, которые испускают радиоактивное излучение, называются *радиоактивными изотопами*, или *радионуклидами.*

Интенсивность ионизирующего излучения в окружающей среде значительно повысилась в результате попыток человека использовать атомную энергию. Испытания атомного оружия внесли в атмосферу радионуклиды, которые затем стали выпадать повсюду в виде *радиоактивных осадков.* Около 10% энергии ядерного оружия представляет собой остаточную радиацию (Glasstone, 1957). Атомные электростанции, получение топлива для них и захоронение отходов в специальных местах, медицинские исследования и другие виды мирного использования атомной энергии создают локальные «горячие пятна» и образуют отходы, нередко в процессе транспортировки или хранения попадающие в окружающую среду. Пока нам не удается полностью исключить такие случайные утечки и разрешить проблему радиоактивных отходов, и в этом основная причина того, что атомная энергия еще не в полную меру ее возможностей используется как источник энергии для человеческого общества. Поскольку в будущем значение атомной энергии увеличится, здесь мы несколько подробнее рассмотрим фактор ионизирующего излучения.

Из трех видов ионизирующего излучения, имеющих важное экологическое значение, два представляют собой корпускулярное излучение (альфа- и бета-частицы), а третье — электромагнитное (гамма-излучение и близкое ему рентгеновское излучение). Корпускулярное излучение состоит из потока атомных или субатомных частиц, которые передают свою энергию всему, с чем они сталкиваются. *Альфа-излучение* — это ядра атомов гелия; они имеют огромные по сравнению с другими частицами размеры. Длина их пробега в воздухе составляет всего несколько сантиметров, и их останавливает листок бумаги или верхний роговой слой кожи человека. Однако, будучи остановленными, они вызывают сильную локальную ионизацию. *Бета-излучение* — это быстрые электроны. Их размеры гораздо меньше, длина их пробега в воздухе равна нескольким метрам, а в ткани — нескольким сантиметрам. Свою энергию они отдают на протяжении более длинного следа. Что касается *ионизирующего электромагнитного излучения,* то оно сходно со световым, только длина волны у него гораздо короче (рис. 5.7). Оно проходит в воздухе большие расстояния и легко проникает в вещество, высвобождая свою энергию на протяжении длинного следа (рассеянная ионизация). *Гамма-излучение*, например, легко проникает в живые ткани; это излучение может пройти сквозь организм, не оказав никакого воздействия, или же может вызвать ионизацию на большом отрезке своего пути. Действие гам-

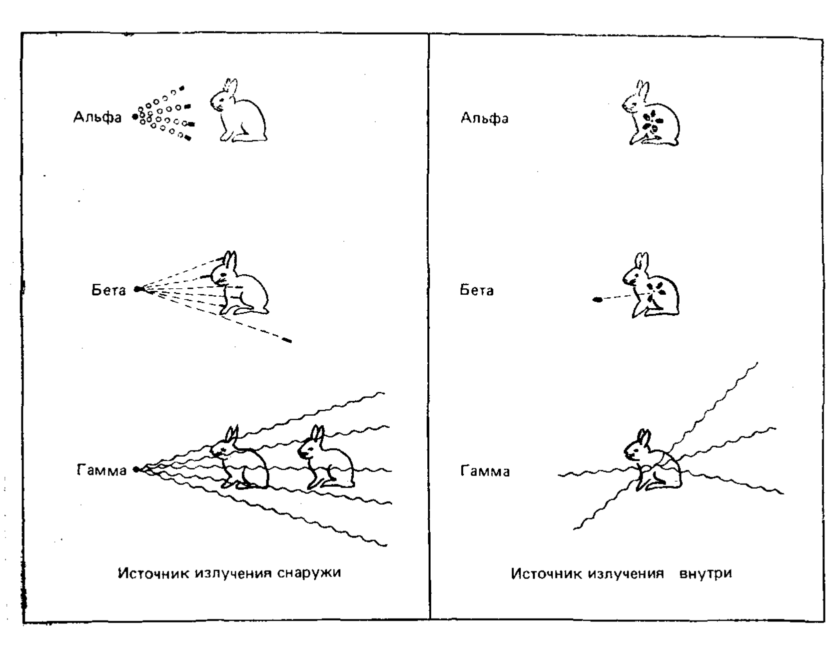


Рис. 5.8. Сравнение трех типов ионизирующего излучения, представляющих наибольший экологический интерес. Показана относительная проникающая способность и специфический ионизирующий эффект. Это чисто качественная схема, не отражающая количественных соотношений.

ма-излучения зависит от размера источника и энергии, а также от расстояния между организмом и источником излучения, поскольку интенсивность излучения экспоненциально падает с увеличением расстояния. Важные свойства альфа-, бета- и гамма-излучения схематически показаны на рис. 5.8. Таким образом, в последовательности альфа-, бета- и гамма-излучение проницаемость возрастает, а плотность ионизации и локальное повреждение уменьшаются. Биологи нередко называют радиоактивные вещества, испускающие альфа- и бета-излучение, «внутренними излучателями», так как они обладают наибольшим эффектом, будучи поглощены, заглочены или оказавшись каким-то иным способом внутри или вблизи живой ткани. Радиоактивные вещества, испускающие преимущественно гамма-излучение, относят к «внешним излучателям», так как это проникающее излучение, которое может оказывать действие, когда его источник находится вне организма.

Некоторые другие типы излучения также представляют хотя бы косвенный интерес для эколога. *Нейтроны* — это крупные незаряженные частицы, которые сами по себе не вызывают ионизации, но, выбивая атомы из их стабильных состояний, создают на-

веденную радиоактивность в нерадиоактивных материалах или тканях, сквозь которые они проходят. При равном количестве поглощенной энергии «быстрые нейтроны» вызывают в 10, а «медленные» — в 5 раз большие поражения, чем гамма-излучение. Нейтронное излучение обнаруживается вблизи реакторов и в местах ядерных взрывов, но, как указано выше, оно играет основную роль при образовании радиоактивных веществ, которые затем широко распространяются в природе. *Рентгеновское излучение* представляет собой электромагнитное излучение, очень близкое гамма-излучению, но оно обусловлено выбиванием электронов из внешних электронных оболочек; кроме того, оно не испускается радиоактивными веществами, рассеянными в окружающей среде. Поскольку действие рентгеновского и гамма-излучений одинаково и поскольку рентгеновское излучение легко получать на специальной установке, его удобно применять при экспериментальном изучении отдельных особей, популяций и даже небольших экосистем. Космическое излучение — это излучение, приходящее к нам из космического пространства и состоящее из корпускулярной и электромагнитной компонент. Интенсивность космического излучения в биосфере мала, однако оно представляет собой основную опасность при космическом путешествии. Космическое и ионизирующие излучения, испускаемые природными радиоактивными веществами, содержащимися в воде и почве, образуют так называемое *фоновое излучение*, к которому адаптирована ныне существующая биота. Возможно, что поток генов в биоте поддерживается благодаря наличию этого фонового излучения. В разных частях биосферы естественный фон различается в три-четыре раза. Наименьшая его интенсивность наблюдается около поверхности моря и в его поверхностных слоях, а наибольшая — на больших высотах в горах, образованных гранитными породами. Интенсивность космического излучения увеличивается с увеличением высоты местности над уровнем моря, а гранитные скалы содержат больше встречающихся в природе радионуклидов, чем осадочные породы.

Для изучения радиационных явлений необходимо проводить два типа измерений: 1) измерение числа распадов, происходящих в данном количестве радиоактивного вещества; 2) измерение дозы излучения по количеству поглощенной энергии, которая может вызвать ионизацию и повреждения.

Основной единицей активности служит *кюри* (Ки), определяемое как такое количество радиоактивного материала, в котором каждую секунду распадается $3,7 \cdot 10^{10}$ атомов, т. е. происходит $2,2 \cdot 10^{12}$ распадов в минуту (расп.·мин$^{-1}$). Реальная масса вещества, соответствующего 1 кюри, очень различна у долгоживущих, т. е. медленно распадающихся, и у короткоживущих, т. е. быстро распадающихся радионуклидов. Например, для радия 1 Ки соответствует 1 г, а для только что образовавшегося радиоактивного

натрия — гораздо меньшее количество — примерно 10^{-7} г. С биологической точки зрения 1 Ки — активность довольно высокая, и поэтому на практике широко пользуются более мелкими единицами: *милликюри* (мКи) $=10^{-3}$ Ки; *микрокюри* (мкКи) $=10^{-6}$ Ки; *нанокюри* (нКи) $=10^{-9}$ Ки (раньше это называли миллимикрокюри, или ммкКи); *пикокюри* (пКи) $=10^{-12}$ Ки (бывшее микромикрокюри, или мкмкКи). Возможный диапазон активностей так велик, что следует быть очень внимательным к запятым в десятичных дробях. Активность, выраженная в кюри, показывает интенсивность альфа-, бета- или гамма-излучения, но это ничего не говорит о действии, которое эти излучения оказывают на организмы, попавшие «под обстрел».

Другой важный аспект излучения — его доза — измеряется в разных шкалах[1]. Наиболее удобной единицей для всех типов излучения служит *рад*. Один рад — это такая доза излучения, при которой на 1 г ткани поглощается 100 эрг энергии. Более старую единицу дозы — *рентген* (Р) — строго говоря, можно использовать только для гамма- и рентгеновского излучений. Однако, пока речь идет о воздействии на живые организмы, рад и рентген — почти одно и то же. В 1000 раз меньше единицы, а именно миллирентген (мР) или миллирад (мрад), удобны для измерения тех уровней излучения, которые часто регистрируются в окружающей среде. Важно подчеркнуть, что рентген или рад — это единицы суммарной дозы. Доза излучения, полученная в единицу времени, называется *мощностью дозы*. Так, если организм получает 10 мР в час, то суммарная доза за 24 ч составит 240 мР, или 0,240 Р. Время, за которое организм получает данную дозу, имеет очень важное значение.

Приборы, используемые для измерения ионизирующего излучения, состоят из двух основных частей: 1) детектора и 2) электронного счетчика. Для измерения интенсивности бета-излучения обычно используются газовые детекторы, например счетчик Гейгера, а для измерения интенсивности гамма- и других типов излучения широко применяют твердые или жидкостные сцинтилляционные детекторы (они содержат вещества, которые превращают невидимое излучение в видимый свет, регистрируемый фотоэлектрической системой).

В целом ионизирующее излучение оказывает на более высокоразвитые и сложные организмы более повреждающее или губительное действие; человек отличается особой чувствительностью.

На рис. 5.9 показана сравнительная чувствительность представителей трех разных групп организмов к некоторым дозам рентгеновского или гамма-излучения. Большие дозы, получаемые организмом за короткое время (минуты или часы), называют острыми дозами в противоположность *хроническим дозам* сублетального облучения, которые организм мог бы выдержать на протяжении всего своего жизненного цикла. Вертикальные черточки слева указывают уровни, при которых у более чувствительных видов данной группы могут возникнуть серьезные нарушения функции размножения (например, временная или постоянная стерильность). Черточки справа указывают уровни, которые вызывают немедленную

[1] В Международной системе единиц поглощенная доза излучения измеряется в джоулях на килограмм. 1 рад равен 0,01 Дж/кг. — *Прим. перев.*

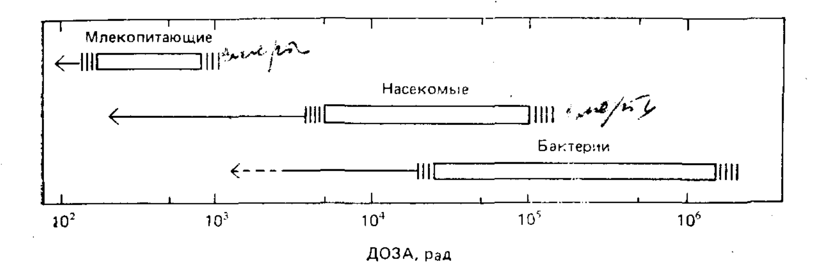


Рис. 5.9. Сравнительная чувствительность трех разных групп организмов к единичной острой дозе рентгеновских или гамма-лучей. Объяснения см. в тексте.

гибель большей части особей (50% и выше) более устойчивых видов. Стрелки, направленные влево, указывают нижние границы доз, которые могут вызывать гибель или повреждение чувствительных стадий жизненного цикла, например зародышей. Так, доза 200 рад вызывает гибель зародышей некоторых насекомых на стадии дробления, доза 5000 рад приводит к стерильности некоторых видов насекомых, но для того, чтобы убить всех взрослых особей более устойчивых видов, потребовалась бы доза 100 000 рад. В общем млекопитающие обладают наибольшей чувствительностью, а микроорганизмы наиболее устойчивы. Семенные растения и низшие позвоночные находятся где-то между насекомыми и млекопитающими. Как показывают данные большей части исследований, наиболее чувствительны к облучению быстро делящиеся клетки (этим объясняется снижение чувствительности с возрастом). Поэтому любой компонент системы (будь то часть организма, одна особь или популяция), претерпевающий быстрый рост, окажется, вероятно, восприимчивым к сравнительно низкому уровню излучения независимо от своего систематического положения.

Воздействие низких хронических доз измерить сложнее, так как они могут вызывать отдаленные генетические и соматические последствия. Спарроу (Sparrow, 1962) сообщает, что хроническое облучение сосны (которая обладает сравнительно высокой чувст-

вительностью) на протяжении 10 лет при дозе 1Р в 1 сут (суммарная доза 25 000 Р) вызывает примерно такое же уменьшение скорости роста, как и острая доза 60 Р. Любое повышение уровня излучения в среде над фоновым или даже высокий естественный фон может повысить частоту вредных мутаций (так же действуют многие химические вещества, вносимые в окружающую среду, и пищевые добавки, вносимые в пищу человека).

У высших растений чувствительность к ионизирующему излучению, как обнаружено, прямо пропорциональна размеру клеточного ядра, а точнее — объему хромосом или содержанию ДНК (Sparrow, Woodwell, 1962; Sparrow et al., 1963). В лабораторных опытах показано, что у разных растений объем хромосом, а с ним и чувствительность к облучению могут различаться на три порядка. В полевых условиях сравнительная чувствительность определяется другими факторами, в частности степенью экранированности чувствительных, растущих или регенерирующих частей (они могут, например, находиться под землей).

У высших животных не обнаружено такой простой или прямой зависимости между чувствительностью и строением клеток; для них более важное значение имеет чувствительность отдельных систем органов. Так, млекопитающие очень чувствительны даже к низким дозам вследствие легкой повреждаемости облучением быстро делящейся кроветворной ткани костного мозга. Чувствителен и пищеварительный тракт, а повреждения в мозгу наблюдаются только при довольно высоких уровнях облучения. Даже очень низкие уровни хронически действующего ионизирующего излучения могут вызывать в костях и других чувствительных тканях опухолевый рост, что может проявиться лишь через много лет после облучения (как установлено для солдат, подвергшихся облучению при первых испытаниях атомного оружия). Вопрос о том, существует ли какой-то порог, на котором можно основывать «допустимый уровень» или любое превышение фоновой радиации опасно, еще не решен; он много обсуждается в рамках попыток оценить риск и пользу от мирного использования атомной энергии.

С 1950 по 1970 г. во многих местах велось изучение влияния гамма-излучения на целые сообщества и экосистемы. Источники гамма-излучения, обычно кобальт-60 или цезий-137 с активностью 10 000 Ки или выше, помещали на поля и в лес — в Брукхейвенской национальной лаборатории на Лонг-Айленде (Woodwell, 1962, 1965), в тропический дождевой лес в Пуэрто-Рико (H. Odum, Pigeon, 1970), в пустыню в Неваде (Frenh, 1965). Влияние неэкранированных реакторов, испускающих нейтроны и гамма-излучение на поля и леса, изучали в Джорджии (Platt, 1965) и в Ок-Риджской национальной лаборатории в Теннесси (Witherspoon, 1965, 1969). В экологической лаборатории Саванна-Ривер (Южная Каролина) использовали переносной источник гамма-излучения

для анализа кратковременных воздействий на самые разные сообщества (McCormick, Golley, 1966; Monk, 1966b; McCormick, 1969). В Ок-Риджской лаборатории много лет изучали донные сообщества озера, подвергавшегося слабому хроническому облучению от радиоактивных отходов.

Вблизи от этих мощных источников не может выжить ни одно высшее растение или животное. Замедление роста растений и уменьшение видового разнообразия животных отмечалось даже при таких низких уровнях, как 2—5 рад в сутки. Некоторые устойчивые лесные деревья или пустынные кустарники выживали при довольно высокой дозе облучения (10—40 рад в сутки), растительность в целом была угнетена и восприимчива к насекомым и болезням. Например, на второй год брукхейвенского эксперимента в зоне, получавшей дозу облучения около 10 рад в сутки, произошла вспышка численности дубовой тли. В этой зоне тлей было более чем в 200 раз больше, чем в нормальном, необлученном дубовом лесу.

Попадая в окружающую среду, радионуклиды часто рассеиваются и разбавляются, но они могут различными способами накапливаться в живых организмах при движении по пищевой цепи. Эти явления объединяют общим названием «биологическое накопление». Радиоактивные вещества могут также просто накапливаться в воде, почве, осадках или в воздухе, если скорость их поступления превышает скорость естественного радиоактивного распада. Поэтому небольшое и, казалось бы, безобидное количество радиоактивных веществ может вскоре стать смертельно опасным.

Отношение содержания какого-либо радионуклида в организме к содержанию его в окружающей среде часто называют *коэффициентом накопления*. Химические свойства радиоактивных изотопов, по существу, сходны с химическими свойствами нерадиоактивных изотопов того же элемента. Следовательно, накопление радиоактивного изотопа в организме не связано с его радиоактивностью, а просто в измеримой форме демонстрирует разницу концентраций данного элемента в среде и в организме. Так, радиоактивный иод (^{131}I) накапливается в щитовидной железе точно так же, как иод нерадиоактивный. Кроме того, некоторые из искусственных радионуклидов накапливаются в организмах благодаря своему химическому сродству с биогенными элементами, которые в норме концентрируются в организмах.

Чтобы продемонстрировать эту тенденцию к накоплению, рассмотрим два самых опасных долгоживущих радиоактивных изотопа, являющихся побочными продуктами деления ядер урана (далее мы будем называть их продуктами деления). Стронций-90 (^{90}Sr) включается в круговорот подобно кальцию; цезий-137 (^{137}Cs) ведет себя как калий. На рис. 5.10 показаны коэффициенты на-

копления ^{90}Sr в различных частях пищевой сети озера, получающего низкоактивные отходы. Поскольку, как уже отмечалось, кроветворная ткань костного мозга особенно чувствительна к бета-излучению ^{90}Sr, увеличение концентрации стронция в костях в 3000—4000 раз имеет большие последствия. Оценивая воздействие

Рис. 5.10. Накопление стронция-90 в разных частях пищевой сети одного небольшого канадского озера, получающего низкоактивные отходы. Цифры указывают средние коэффициенты накопления относительно озерной воды, содержание стронция в которой принято за 1. (По Ophel, 1963; использовано с разрешения Отдела биологии и медицинской физики компании Atomic Energy of Canada Ltd, Чолк-Ривер, Онтарио.)

выпуска радиоактивных веществ в природу, следует учитывать эффекты экологического накопления.

Коэффициенты накопления часто бывают больше в бедных биогенными элементами почвах и водах, чем в богатых. Более интенсивное накопление наблюдается также в скудной растительности, например на покрытых лишайниками скалах арктической тундры. К сожалению, лапландцы и эскимосы, питающиеся мясом северных оленей, или карибу, поглощают больше выпадающих радионуклидов, чем любой из нас, питающийся от пищевой цепи «айовская кукуруза — свинина».

Из табл. 5.1 видно, что у оленей, обитающих на низменной песчаной прибрежной равнине, содержание выпавшего цезия-137 (определенное для всего тела) гораздо выше, чем у оленей, обитающих в близлежащих горах Пидмонт, где почвы хорошо дренированы и содержат много глины. Поскольку среднее количество осадков в этих районах одинаково, поступление радиоактивных веществ в почву, видимо, также одинаково.

Таблица 5.1. Сравнение концентраций цезия-137 (из радиоактивных осадков) у виргинского оленя с прибрежной равнины и близ гор Пидмонт в Джорджии и Южной Каролине. (По Jerkins, Findley, 1968.)

Район	Число оленей	Содержание цезия, пКи/кг влажной массы	
		среднее и стандартная ошибка[1]	разброс значений
Низменная прибрежная равнина	25	18 039±2 359	2076—54 818
Пидмонт	25	3007±968	250—19 821

[1] Различие между районами имеет 99%-ный уровень значимости.

Вода

Вода, физиологически необходимая для любой протоплазмы, с экологической точки зрения служит лимитирующим фактором как в наземных местообитаниях, так и в водных, где ее количество подвержено сильным колебаниям, или там, где высокая соленость способствует потере организмом воды через осмос. Количество осадков, влажность, иссушающие свойства воздуха и доступный запас поверхностных вод — основные величины, измеряемые при изучении этого фактора. Рассмотрим кратко каждый из этих аспектов.

Количество осадков зависит в основном от путей и характера больших перемещений воздушных масс, или так называемых «погодных систем». Сравнительно простой пример показан на рис. 5.11. Влажные ветры, дующие с океана, оставляют бóльшую часть своей влаги на обращенных к океану склонах, в результате за горами создается «дождевая тень», способствующая формированию пустыни. Как правило, чем выше горы, тем сильнее иссушается воздух. Двигаясь в глубь суши, воздух аккумулирует некоторое количество влаги, и количество осадков опять несколько увеличивается. Так, пустыни обычно расположены за высокими горными хребтами или вдоль тех берегов, где ветры дуют из обширных внутренних сухих районов, а не с океана. Распределение осадков по временам года — крайне важный лимитирующий фактор для организмов. Условия, создающиеся в результате равномерного распределения осадков по временам года при общем их количестве 900 мм, совершенно иные, чем при выпадении того же

количества осадков за один сезон. В последнем случае растениям и животным приходится переносить длительные периоды засухи. Как правило, неравномерное распределение осадков по временам года встречается в тропиках и субтропиках, где нередко хорошо выражены влажный и сухой сезоны. В тропиках этот сезонный ритм влажности регулирует сезонную активность организмов (особенно размножение) примерно таким же образом, как сезонный ритм температуры и света регулирует активность организмов умеренной зоны. В умеренных климатах осадки обычно распределены по сезонам более равномерно (хотя есть много исключений). В следующей небольшой таблице приблизительно указаны типы климаксных биотических сообществ, которые можно ожидать при разном годовом количестве осадков (в миллиметрах), равномерно распределенном по временам года, в умеренных широтах.

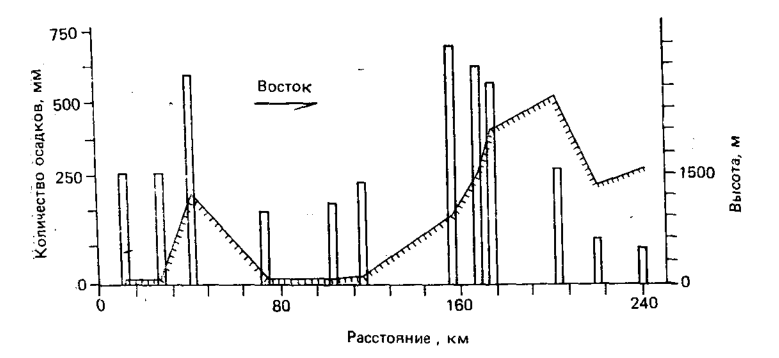


Рис. 5.11. Среднегодовое количество осадков (вертикальные столбики) в зависимости от высоты местности (бахромчатая линия) по измерениям на ряде станций, тянущихся от Пало-Альто на Тихоокеанском побережье к востоку через Береговые хребты и хребет Сьерра-Невада до Оазис-Рэнч в пустыне Невада. На диаграмме показаны: 1) влияние приближения к западному краю Сьерра-Невады, 2) зона максимальных осадков на ее западном склоне и 3) дождевая тень за двумя горными хребтами на континенте.

0—250	Пустыня
250—750	Грасленд, саванна[1] или редколесье
759—1250	Сухой лес
Более 1250	Влажный лес

В действительности тип биоты определяется не одним количеством осадков, а равновесием между количеством осадков и потенциальной эвапотранспирацией (потерей экосистемой воды через испарение).

[1] Саванна преставляет собой грасленд с разбросанными отдельными деревьями или их группами. Это тип сообщества, промежуточный между грасслендом и лесом (см. рис. 7 в Приложении).

Влажность — это параметр, характеризующий содержание водяного пара в воздухе. *Абсолютная влажность* — количество водяного пара, содержащегося в воздухе и выраженное через массу воды на единицу массы воздуха (например, в граммах на килограмм воздуха). Поскольку количество пара, удерживаемое воздухом (при насыщении), зависит от температуры и давления, введено понятие *относительной влажности*, обозначающее отношение количества имеющегося в воздухе пара к насыщающему количеству пара при данных условиях температуры и давления. Относительную влажность обычно измеряют, сравнивая температуру на двух термометрах — с влажным и сухим шариком; этот прибор называется психрометром. Если оба термометра показывают одинаковую температуру, относительная влажность равна 100%; если «влажный» термометр показывает меньше, чем «сухой» (что обычно и бывает), относительная влажность менее 100%; точную величину получают из специальных справочных таблиц. Для измерения относительной влажности удобен также гигрограф, позволяющий вести непрерывную запись. В этом приборе используется свойство человеческого волоса (особенно длинных светлых волос) удлиняться и сокращаться в зависимости от относительной влажности. Прядь таких волос приводит в движение рычаг, записывающий влажность на вращающемся барабане. Как и при измерении температуры, здесь широко используются различные электрические датчики. Один из них основан на изменении электрического сопротивления пленки из хлористого лития при изменении относительной влажности. Ведутся эксперименты с другими гигроскопичными веществами.

В общем в экологических исследованиях относительная влажность измеряется очень часто; правда, нередко взамен ее в качестве меры влажности пользуются обратной величиной — *дефицитом давления пара* (эта величина представляет собой разницу между парциальным давлением водяного пара при насыщении и действительно измеренным давлением пара), так как испарение обычно пропорционально дефициту давления пара, а не относительной влажности.

Поскольку в природе, как правило, существует суточный ритм влажности (она обычно повышается ночью и снижается днем), а также колебания влажности по вертикали и горизонтали, этот фактор наряду со светом и температурой играет важную роль в регулировании активности организмов и их распространении. Как будет отмечено в следующем разделе, влажность играет особую роль потому, что изменяет эффект температуры.

Иссушающее действие воздуха — важный экологический фактор, особенно для наземных растений. Обычно его определяют с

помощью эвапориметра, в котором измеряется испарение с поверхности пористой груши, наполненной водой. Животные часто сами регулируют свое поведение так, чтобы избежать иссушения, переходя в защищенные места или перенося свою активность на ночное время; растениям же приходится оставаться на месте. Вода, поступающая в растения из почвы, почти полностью (97—99%) испаряется через листья — так называемая *транспирация*. Явление это — уникальная черта энергетики наземных экосистем. Если вода и элементы питания не являются лимитирующими, то рост наземных растений, как уже отмечалось, пропорционален общему поступлению энергии на поверхность Земли. Поскольку большая часть энергии поступает в виде тепла и поскольку эта часть, в основном обеспечивающая транспирацию, почти постоянна, рост также пропорционален транспирации (Penman, 1956).

Транспирация имеет и свои положительные стороны. Испарение охлаждает листья и в числе других процессов способствует круговороту биогенных элементов. Другие процессы — это транспорт ионов через почву к корням, транспорт ионов между клетками корня, перемещение внутри растения и вымывание из листьев (Kozlowski, 1964, 1968). Некоторые из этих процессов требуют затраты метаболической энергии, что может лимитировать скорость транспорта воды и солей (Fried, Broeshart, 1967). Таким образом, транспирация — это не просто функция открытых физических поверхностей. Лес не обязательно теряет больше воды, чем травянистая растительность. Роль транспирации как энергетической субсидии в условиях влажного леса рассматривалась в гл. 3. Если воздух слишком влажен (относительная влажность приближается к 100%), как бывает в некоторых тропических «облачных» лесах, то деревья отстают в росте и большая часть растительности состоит из эпифитов, по-видимому, из-за отсутствия «транспирационной тяги» (H. Odum, Pigeon, 1970).

Несмотря на влияние многих биологических и физических факторов, общая эвапотранспирация в целом коррелирует с уровнем продуктивности. Например, было показано, что в зрелых, или климаксных, наземных сообществах всех типов (пустыни, тундры, степи и леса) эвапотранспирация может служить весьма надежным показателем годовой чистой первичной продукции наземных частей; однако это не относится к нестабильной или развивающейся растительности (Rosenzweig, 1968). Розенцвейг приводит следующее уравнение регрессии (включая 5%-ный доверительный интервал для наклона и координаты точки пересечения):

$$\lg P_N = (1{,}66 \pm 0{,}27) \lg AE - (1{,}66 \pm 0{,}07),$$

где P_N — чистая первичная продукция надземных частей (в граммах на 1 м^2), а AE — фактическая годовая эвапотранспирация в миллилитрах. Зная географическую широту местности, средние месячные температуры и количество осадков (основные метеорологические данные), можно по метеорологическим таблицам определить AE (Thornthwaite, Mather, 1957), а затем по приведенному уравнению предсказать возможный уровень продукции хорошо сбалансированного зрелого сообщества. По предположению Розенцвейга, подобная зависимость между AE и P_N объясняется тем, что величина AE служит одновременно мерой доступности воды и солнечной энергии — главных факторов, лимитирующих интенсивность фотосинтеза. Слабая корреляция между AE и P_N в развивающихся сообществах вполне естественна, поскольку такие сообщества еще не достигли по энергетическим и водным параметрам равновесия со своей средой.

Отношение роста (чистой продукции) к количеству транспирированной воды называется *эффективностью транспирации* и выражается обычно в граммах сухого вещества на 1000 г транспирированной воды. Для большинства видов сельскохозяйственных культур и целого ряда «диких» видов эффективность транспирации равна 2 и менее, т. е. на каждый грамм произведенного сухого вещества тратится 500 г воды или более (Norman, 1957). Засухоустойчивые культуры, такие, как сорго и просо, могут иметь эффективность, равную 4. Как ни странно, у растений пустыни эта эффективность лишь ненамного выше. Их единственная в своем роде адаптация выражается не в способности расти без транспирации, а в способности прекращать рост в отсутствие воды (непустынные растения в этих условиях завяли бы и погибли). Растения пустыни, действительно отличающиеся высокой эффективностью транспирации, в сухой сезон сбрасывают листья и подставляют солнцу только зеленые почки и стебли (Lange et al., 1969). Кактусы, у которых фотосинтез протекает по толстянковому типу, уменьшают пстери воды, закрывая на день устьица (см. разд. 5 гл. 2).

Доступный запас поверхностной воды, конечно, зависит от количества атмосферных осадков в данном районе, но эти величины не всегда совпадают. Так, пользуясь подземными источниками, куда вода поступает из других районов, животные и растения могут получать больше воды, чем ее поступает с осадками. И наоборот, дождевая вода иногда сразу же становится недоступной для организмов. Уэллс (Wells, 1928) назвал песчаные холмы Северной Каролины «пустынями под дождем», поскольку обильные в этом районе осадки так быстро просачиваются сквозь пористую почву, что в поверхностном слое остается очень мало воды, доступной для растений, особенно травянистых. Растения и мелкие животные таких областей напоминают флору и фауну гораздо более сухих районов. Другие почвы на Западных равнинах США так прочно удерживают воду, что урожай можно вырастить, даже если за весь

вегетационный период не упадет ни одной капли дождя; растения при этом используют воду, накопленную за время зимних дождей.

Круговорот воды подробно рассматривался в гл. 4, в которой шла речь о важной и все еще недостаточно хорошо понятой взаимосвязи между поверхностными и грунтовыми водами, а также между дождями и атмосферными и океаническими резервуарами воды. Экологи придерживаются единого мнения в том, что нам необходимо больше знать о водных ресурсах и научиться лучше ими управлять, прежде чем всерьез обсуждать возможности управления осадками (в некоторых сухих районах это уже технически возможно). И без того чрезмерное удаление растительного покрова и порочная практика землепользования вызвали разрушение структуры почвы и усиление эрозии, в результате чего сток во многих местах так возрос, что в областях с достаточным количеством осадков возникли местные пустыни.

Правда, ирригация земель и запруживание рек помогли увеличить местные запасы воды. Однако, сколько бы полезны ни были ирригационные сооружения, они никогда не заменят разумного земледелия и лесоводства, благодаря которым вода удерживается вблизи ее источников, чем достигается ее наиболее полное использование. Очень важна экологическая точка зрения, согласно которой вода представляет собой ресурс, обращающийся во всей экосистеме. Тот, кто считает, что все наши проблемы, связанные с наводнениями, эрозией почв и использованием воды, можно решить лишь строительством больших плотин или других ирригационных сооружений, очевидно, хорошо знаком с инженерным искусством, но не знает экологии. Хотя на ограничение разливов Миссисипи и другие попытки укротить эту реку были затрачены миллионы, убытки от наводнений возросли. Чем больше реку сдерживают дамбами, чем больше урбанизируется ее водосборный бассейн, тем выше поднимается вода и тем больше вреда она наносит, когда ей удается прорвать барьеры или перелиться через них. Попытки «укротить» Миссисипи подробно описаны в работе Белта (Belt, 1975).

Роса может представлять собой значительный, а в областях с малым выпадением дождей — и очень важный вклад в общее количество осадков. Роса и приземный туман играют существенную роль в лесах побережий и в пустынях. По данным некоторых авторов (Oberlander, 1956; Azevedo, Morgan, 1974), на Западном побережье США туман за год может давать в 2—3 раза больше воды, чем ее выпадает с осадками, и некоторые высокие деревья, расположенные так, что могут перехватывать прибрежный туман на его пути в глубь суши, получают в год до 150 см «дождя», стекающего к корням с их стволов.

Грунтовые воды

Грунтовые воды — один из самых важных для человека ресурсов, так как, в противоположность большинству других организмов, во многих районах благодаря грунтовым водам мы используем гораздо больше воды, чем ее выпадает там с дождем. Размещение городов и орошаемых сельскохозяйственных площадей в пустынях и других засушливых областях также возможно только благодаря доступности грунтовых вод. К сожалению, большая часть этих подземных запасов накоплена за прошедшие века, а в аридных районах эти резервуары либо совсем не пополняются, либо пополняются не так быстро, как используются. Грунтовые воды аридных районов — такой же невозобновляемый ресурс, как нефть.

Грунтовые воды дают 25% всей пресной воды, используемой в США для разных целей, и около 50% питьевой воды. В 1975 г. около 70% грунтовой воды шло на орошение, а в 80-х годах ее использование для этой цели резко возросло; 15% идет на нужды промышленности и примерно столько же — на бытовые нужды города и села. По мере ухудшения качества поверхностных вод растет использование подпочвенных вод. Как и в случае других имеющихся в изобилии «общих» или «бесплатных» благ природы, мы склонны были принимать грунтовые воды за нечто данное нам навсегда. Их очень мало изучали, пока истощение и загрязнение их запасов не показало ясно, что здесь мы имеем дело с лимитирующим фактором.

Основные запасы грунтовых вод содержатся в *водоносных слоях* — пористых подземных пластах, состоящих часто из известняка, песка или гравия и окруженных водонепроницаемыми породами или глиной. Такой слой содержит в себе воду как огромная труба или длинная цистерна. Вода попадает в него там, где этот проницаемый слой близок к поверхности или каким-то другим образом контактирует с поверхностными водами; уходить из водоносного слоя вода может через родники и другие источники, выходящие на поверхность или близко подходящие к ней. Там, где водоносные слои идут под уклоном к морю от высоко расположенных областей питания грунтовых вод, в нижней части этих слоев вода находится под давлением, и, если пробурить скважину до водоносного слоя (так называемый артезианский колодец), вода забьет из нее фонтаном. Географическое распределение водоносных слоев и других крупных запасов грунтовой воды в США показано на рис. 5.12.

Согласно отчету Совета по водным ресурсам США, вышедшему в 1978 г. под названием «Водные ресурсы страны», объем грунтовых вод в США примерно в 50 раз превышает ежегодный сток поверхностных вод и в 4 раза — объем Великих озер. Ежегодный приток (от дождя и тающих снегов) и отток (возвращение воды

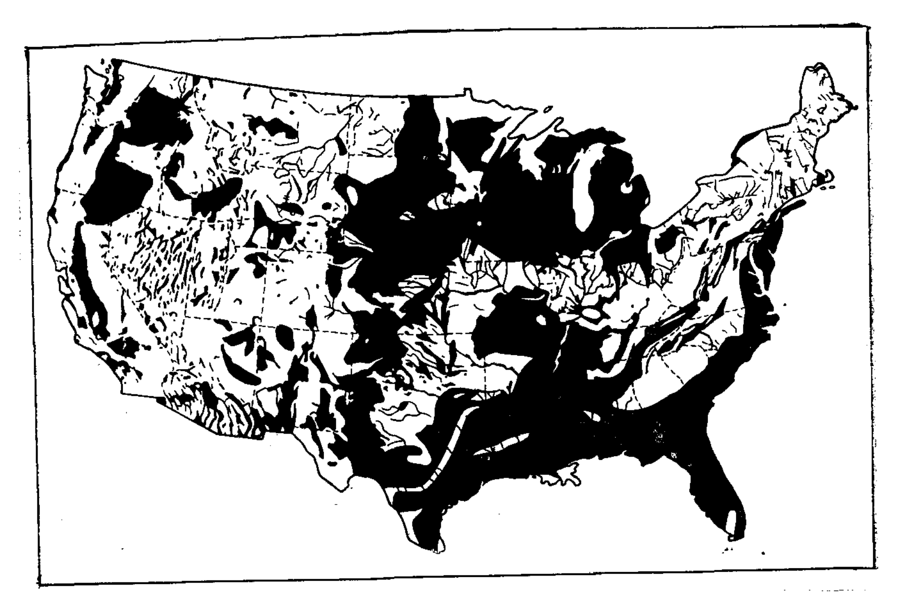


Рис. 5.12. Ресурсы грунтовых вод в США. Под территорией примерно половины страны имеются водоносные горизонты, способные дать очень большие объемы воды. В центре континента и в западной его части водоносные слои плохо пополняются; во многих районах, где из них извлекают воду для орошения полей, эти горизонты эксплуатируются или «разрабатываются» слишком активно. (Предоставлено Советом по водным ресурсам США.)

из этого огромного резервуара в гидрологический круговорот рек, океанов и атмосферы) составляет, по оценкам исследователей, всего около 1/120 части общего объема. Хотя человек потребляет примерно лишь 1/10 доли общего притока, некоторые из самых активно используемых водоносных пластов США, как уже указывалось, расположены там, где приток воды в них невелик или его нет совсем. В 1975 г. около четверти всех водозаборов превышали приток в основном в сельскохозяйственных районах Запада США. Примером может служить водоносный горизонт Огаллала, снабжающий водой возвышенные равнины Техаса, Канзаса, Оклахомы, Небраски и восточной части Колорадо. Основанное на орошении производство зерна в этих районах дает существенную часть экспортных товаров, поступлениями от которых США платят за импортируемую нефть. Приносящая миллиарды долларов экономика этого региона основана на комбинации «ископаемой» воды с горючими ископаемыми (которые необходимы, чтобы выкачивать воду). Предсказывают, что за два-три предстоящие десятилетия этот водоносный слой будет практически исчерпан. Ископаемая вода кончится раньше ископаемого топлива, но и топливо окажется без воды бесполезным. Тогда этот регион будет охвачен тяжелой экономической депрессией, и нам придется искать какое-то другое место для выращивания зерна — если только не окажется возможным перебросить сюда воду из речной системы Миссисипи. Более подробные сведения о грунтовых водах можно найти в работах Фриза и Черри (Freese, Cherry, 1979), Шеридана (Sheridan, 1981) и отчете Совета по водным ресурсам США за 1978 г. (U. S. Water Resources Council's reports, 1978).

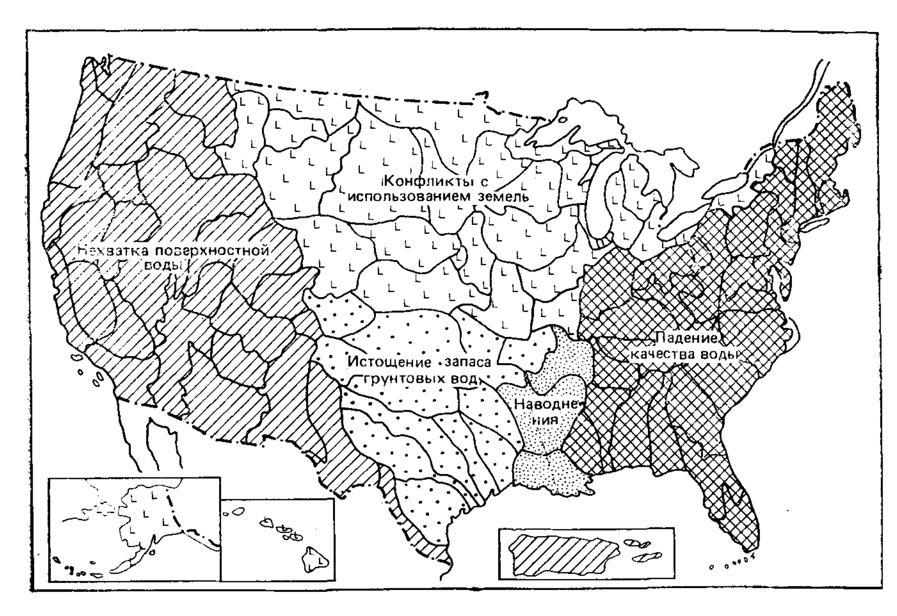


Рис. 5.13. Распределение водных запасов в различных районах США.

Грунтовым водам грозит не только истощение. Возможно, еще большую опасность представляет загрязнение ядовитыми химическими веществами. Но по крайней мере проблема ядовитых отходов технически разрешима, если общество согласится и сможет оплачивать меры по охране водных ресурсов, которые в долгосрочной перспективе более ценны, чем запасы нефти или золота. На самом деле не столь уж невероятно предположение, что пригодная для человека пресная вода может быть более важным лимитирующим фактором дальнейшего развития общества, чем энергия. Как видно на рис. 5.13, в разных частях США водные проблемы различны, но нет такого региона, в котором их не было бы совсем. Так как вода, по крайней мере частично, — бесплатное благо, для защиты этого ресурса от расточительного расходования и полного истощения необходимо соответствующее общественное мнение и вмешательство властей.

19 Заказ № 1383

Совместное действие температуры и влажности

Начав обсуждение экологических концепций с рассмотрения концепции экосистемы, мы стремились к тому, чтобы у читателя не сложилось впечатление, будто факторы среды действуют независимо друг от друга. В этой главе мы стараемся показать, что рассмотрение отдельных факторов — это не конечная цель экологического исследования, а способ подойти к сложным экологическим проблемам, *оценить сравнительную важность различных факторов, действующих совместно в реальных экосистемах.* Температура и влажность имеют столь универсальное значение в наземных местообитаниях и так тесно взаимосвязаны, что их обычно считают самыми важными климатическими факторами. Поэтому, прежде чем перейти к другим факторам, целесообразно рассмотреть совместное действие этих двух.

Взаимодействие температуры и влажности, как и взаимодействие большинства других факторов, зависит не только от относительной, но и от абсолютной величины каждого из них. Так, температура оказывает более выраженное лимитирующее влияние на организмы, если условия влажности близки к критическим, т. е. если влажность очень велика или очень мала. Точно так же влажность играет более критическую роль, если температура близка к предельным значениям. Можно считать, что это еще один аспект рассмотренного выше в этой главе принципа взаимодействия факторов. Например, хлопковый долгоносик при низкой и умеренной влажности переносит более высокие температуры, чем при очень высокой влажности. Сухая и жаркая погода в хлопковом поясе США — сигнал для фермеров ожидать увеличения популяции долгоносика, но, к сожалению, она не так хороша и для хлопчатника.

Крупные водоемы значительно смягчают климат суши, поскольку воде свойственна высокая скрытая теплота парообразования и таяния, т. е., чтобы расплавить лед и испарить воду, нужно много калорий тепла. Фактически существуют два основных типа климата: 1) континентальный, характеризующийся крайними значениями температуры и влажности, и 2) морской, которому свойственны менее резкие колебания, что объясняется смягчающим влиянием крупных водоемов (поэтому вблизи больших озер образуются местные «морские климаты»).

Классификации климата, например предложенные Кеппеном или Торнтуайтом (Köppen, 1931; Thornthwaite, 1948), основаны главным образом на измерениях температуры и влажности и учитывают эффективность атмосферных осадков и температуры, а также их распределение по сезонам и средние значения. Сравнение количества осадков с потенциальной эвапотранспирацией (которая зависит от температуры) дает особенно четкую картину

климата. На рис. 5.14 сравниваются климаты трех явно различных биологических районов, или биомов. Период использования почвенной влаги — это основной период производства первичной продукции для сообщества в целом, от него зависит размер доступного запаса пищи для консументов и редуцентов на весь годовой цикл.

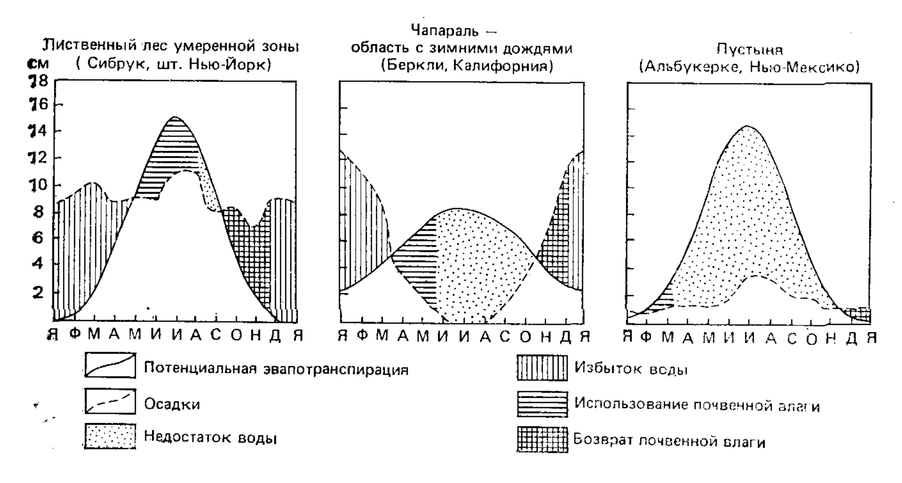


Рис. 5.14. Соотношение между осадками и потенциальной эвапотранспирацией (испарение из почвы+транспирация растений) в трех местностях, соответствующих трем резко различным экологическим областям. Участки диаграмм, покрытые точками («недостаток воды»), соответствуют сезону, в течение которого вода бывает лимитирующим фактором; вертикальная протяженность этих участков служит показателем относительной силы этого лимитирующего эффекта. (Thornthwaite, 1955).

В зоне листопадных лесов вода может быть серьезным лимитирующим фактором только в конце лета, особенно в южной части этой зоны. Местная естественная растительность адаптирована к периодическим летним засухам, но некоторые выращиваемые здесь культуры к ним не адаптированы. Фермеры на юге США, которые приобрели горький опыт после неоднократной гибели урожая, начинают наконец переходить на орошение в конце лета. В районах выпадения зимних дождей основной продуктивный сезон — конец зимы и весна; в пустыне эффективный вегетационный сезон сильно сокращен.

Еще один удобный способ графического изображения взаимосвязи температуры и влажности — это построение климаграмм, или графиков, на которых один из этих основных климатических факторов откладывается в зависимости от другого. При построении климаграмм температура — осадки или температура — влажность по оси ординат откладывают средние месячные величи-

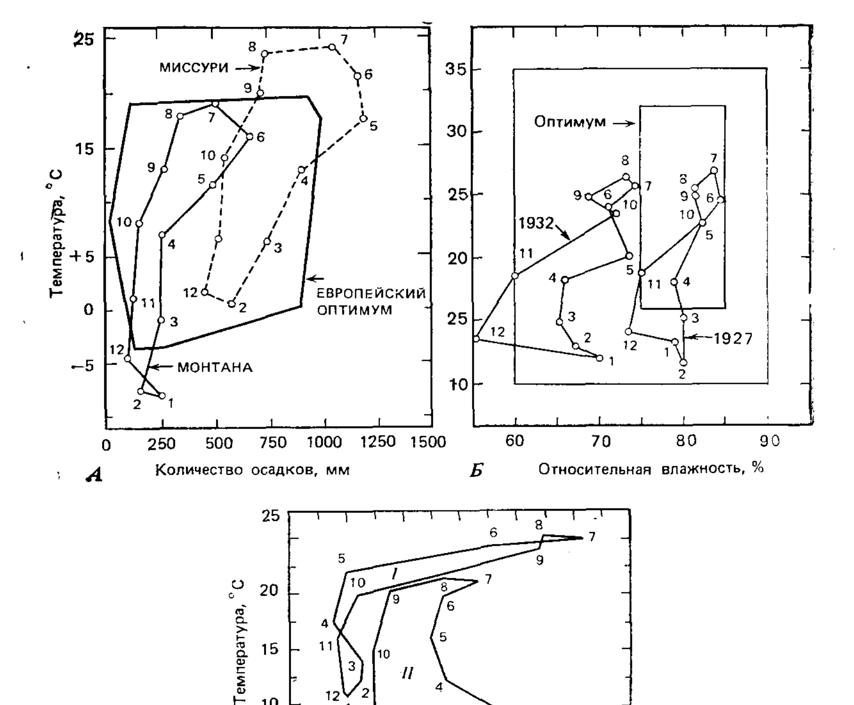


Рис. 5.15. Климаграммы температура—влажность. А. Средние месячные температуры и количество осадков в Хавре, шт. Монтана, где успешно размножилась интродуцированная серая куропатка, и в Колумбии, шт. Миссури, где не удалось добиться ее акклиматизации; для сравнения показана климаграмма для ареала размножения этой птицы в Европе (по Twomey, 1936). *Б*. Условия температуры и влажности в Тель-Авиве в разные годы по сравнению с оптимальными (внутренний прямоугольник) и благоприятными (внешний прямоугольник) условиями для средиземноморской плодовой мухи. Вред, нанесенный апельсинам, был гораздо больше в 1927 г. (Bodenheimer, 1937). *В*. Климаграммы температура—осадки для прибрежных районов шт. Джорджия *(I)* на уровне моря и Северной Джорджии *(II)* на высоте 600—900 м. В первом случае выражены влажный и сухой сезоны, что характерно для субтропического климата, а во втором сезонные различия в количестве осадков не так выражены, как различия в температуре. Растительность климатического климакса (объяснение этого термина см. т. 2, с. 192) в прибрежном местообитании — широколиственный вечнозеленый лес, а в более северной области — лиственный лес умеренной зоны.

ны температуры, а по оси абсцисс — средние месячные величины количества осадков или влажности. Получающийся многоугольник показывает условия температуры и влажности и позволяет наглядно сравнивать один год с другим или один биотический район с другим, как это сделано на рис. 5.15. Климаграммы оказались полезными для определения пригодности комбинаций температуры и влажности в районах предполагаемой интродукции растений или промысловых диких животных. Графики других пар факторов, например температуры и солености в морских биотопах, также могут говорить о многом. Подробные сведения о климаграммах можно найти в работе Смита (Smith, 1940).

Другой полезный подход к изучению комбинаций физических факторов — применение климатических камер. Существуют различные модели — от простых камер с регулируемой влажностью и температурой, используемых во многих лабораториях, до больших теплиц с контролируемыми условиями наподобие «фитотрона», в котором можно поддерживать любую желаемую комбинацию температуры, влажности и освещенности. Эти камеры часто позволяют регулировать факторы среды, так что исследователь может изучать в них генетику и физиологию культурных растений и домашних животных. Однако такие камеры могут быть полезными и для экологических исследований, особенно если конструкция позволяет воспроизводить естественные ритмы температуры и влажности. Эксперименты такого рода позволяют выделить «функционально важные» факторы, но они раскрывают только часть истины, так как многие существенно важные аспекты экосистемы нельзя воспроизвести в лаборатории; их изучение и опыты с ними надо проводить в полевых условиях.

Атмосферные газы

На протяжении большей части биосферы состав атмосферы поразительно постоянен, если не считать резких колебаний содержания водяных паров, о которых говорилось выше. Интересно, что концентрации двуокиси углерода (0,03% по объему) и кислорода (21% по объему) в современной атмосфере являются до какой-то степени лимитирующими для многих высших растений. Общеизвестно, что у многих растений удается повысить интенсивность фотосинтеза, умеренно повысив концентрацию CO_2, однако менее известно, что снижение в эксперименте содержания кислорода также может приводить к увеличению фотосинтеза. Например, у бобов понижение содержания кислорода в воздухе, окружающем листья, до 5% повышает интенсивность фотосинтеза на 50% (Björkman, 1966). У C_4-растений в отличие от C_3-растений фотосинтез не ингибируется высокими концентрациями O_2 (см. гл. 2, разд. 5). Так, C_4-злаки, в том числе кукуруза и сахарный тростник, не проявля-

ют кислородной ингибиции. Быть может, это объясняется тем, что широколиственные C_3-растения появились и развивались в то время, когда концентрация CO_2 в атмосфере была выше, а концентрация O_2 ниже, чем сейчас.

В более глубоких слоях почвы и отложений (а также в организме крупных животных, например в рубце жвачных, где существуют анаэробные условия) увеличивается содержание CO_2, а кислород становится лимитирующим фактором для аэробов. В результате замедляется процесс разложения (о значении которого подробно говорилось в гл. 2), или изменяются его конечные продукты, или же происходит и то и другое. Роль человека в круговороте CO_2 рассматривалась в гл. 4.

В водных местообитаниях количество кислорода, двуокиси углерода и других атмосферных газов, растворенных в воде и потому доступных организмам, сильно варьирует во времени и в пространстве, чего в наземных местообитаниях не бывает. В озерах и в водоемах с высоким содержанием органических веществ кислород является лимитирующим фактором первостепенной важности. Хотя кислород лучше растворяется в воде, чем азот, даже в самом благоприятном случае в воде содержится значительно меньше кислорода, чем в атмосферном воздухе. Так, если на долю кислорода в воздухе приходится 21% (по объему), т. е. в 1 л воздуха содержится 210 см³ кислорода, то в воде содержание кислорода не превышает 10 см³ на 1 л. Температура воды и количество растворенных солей сильно влияют на способность воды удерживать кислород: растворимость кислорода повышается с понижением температуры и снижается с повышением солености. Запас кислорода в воде пополняется главным образом из двух источников: путем диффузии из воздуха и благодаря фотосинтезу водных растений. Кислород диффундирует в воду очень медленно; диффузии способствует ветер и движение воды; важнейшим фактором, обеспечивающим фотосинтетическую продукцию кислорода, является свет, проникающий в толщу воды. Таким образом, содержание кислорода в водной среде сильно меняется в зависимости от времени суток, времени года и местоположения.

Содержание двуокиси углерода в воде также может сильно варьировать, но по своему поведению она сильно отличается от кислорода, а ее экологическая роль не так хорошо изучена. Поэтому трудно сделать какие-то обобщения, касающиеся роли CO_2 как лимитирующего фактора. Хотя в воздухе содержание двуокиси углерода невелико, она прекрасно растворяется в воде; кроме того, в воду поступает много двуокиси углерода, освобождающейся при дыхании и разложении, а также из почвы или подземных источников. Поэтому «минимальный предел» содержания CO_2 не имеет такого значения, как в случае O_2. Кроме того, в отличие от кислорода двуокись углерода реагирует с водой, образуя H_2CO_3, которая

в свою очередь вступает в реакцию с имеющимся известняком, образуя карбонаты ($—CO_3$) и бикарбонаты ($—HCO_3$). Основной резервуар CO_2 в биосфере—карбонатная система океанов (см. рис. 4.8, *А*). Эти соединения служат не только источником биогенных элементов, но и буфером, поддерживающим концентрацию водородных ионов в водных средах на уровне, близком к нейтральному значению. Небольшое повышение содержания CO_2, по-видимому, повышает интенсивность фотосинтеза и стимулирует процессы развития многих организмов. Обогащение CO_2, а также азотом и фосфором может быть основной причиной культурной эвтрофикации (Lange, 1967; Kuentzel, 1969). Высокие концентрации CO_2 определенно могут быть лимитирующим фактором для животных, особенно потому, что высокое содержание двуокиси углерода обычно связано с низким содержанием кислорода. Рыбы весьма чувствительны к повышению концентрации CO_2: при слишком высоком содержании свободного CO_2 в воде многие рыбы погибают.

Концентрация водородных ионов (pH) во многом зависит от карбонатной системы; pH сравнительно легко измерить, поэтому его изучили во многих водных местообитаниях. Если pH не приближается к крайнему значению, то сообщества способны компенсировать изменения этого фактора с помощью описанных ранее в этой главе механизмов, и толерантность сообщества к диапазону pH, встречающемуся в природе, весьма значительно. Однако, поскольку при постоянной общей щелочности изменение pH пропорционально изменению количества CO_2, pH может служить полезным индикатором скорости (или скоростей) общего метаболизма сообщества (фотосинтеза и дыхания). В почвах и водах с низким pH (т. е. в кислых) часто содержится мало биогенных элементов, в связи с чем продуктивность здесь мала.

Биогенные элементы: макроэлементы и микроэлементы

Растворенные элементы, жизненно необходимые организмам, называют *биогенными элементами*. Как теперь показано, из 54 элементов периодической таблицы, встречающихся в природе в существенных количествах, около половины важны либо для животных, либо для растений, а чаще всего для тех и других. Ранее отмечалось, что первостепенное значение имеют азот и фосфор, и эколог должен всегда их учитывать в первую очередь. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) так говорит о роли фосфора как важного лимитирующего фактора: «Из всех элементов, содержащихся в живых организмах, фосфор, очевидно, имеет наибольшее экологическое значение, так как отношение его количества к количествам других элементов в организмах обычно гораздо выше, чем соответствующее отношение в тех источниках, откуда организмы черпают необходимые им элементы. Таким образом, недостаток фосфора в боль-

шей степени ограничивает продуктивность в том или ином районе, чем недостаток любого другого вещества, за исключением воды». Потребности сельского хозяйства и промышленности создают условия, в которых лимитирующими становятся и слишком большие количества таких биогенных элементов, как азот и фосфор, и слишком малые (об этом говорилось в гл. 4).

Особое внимание следует обратить на взаимодействие азота и фосфора. Отношение количеств N/P в «средней» биомассе составляет около 16 : 1, а в реках и ручьях — около 28 : 1 (см. рис. 4.8). Шиндлер (Schindler, 1977) сообщил об экспериментах, в которых в целое озеро вносили удобрения с различными соотношениями N/P. Когда N/P снижали до 5, в фитопланктоне доминировали азотфиксирующие сине-зеленые водоросли, они фиксировали азот в количествах, достаточных для того, чтобы это соотношение вернулось в диапазон, характерный для многих нетронутых озер. Шиндлер предположил, что в озерных экосистемах выработались естественные механизмы, компенсирующие нехватку азота и углерода, но недейственные в отношении фосфора, газообразных соединений которого в атмосфере нет. Поэтому размер первичной продукции очень часто связан с размером доступных запасов фосфора (что еще раз подтверждает правоту Хатчинсона).

Не столь важны, как азот и фосфор, но все же заслуживают рассмотрения калий, кальций, сера и магний. Моллюскам и позвоночным требуется особенно много кальция, а магний — необходимый компонент молекулы хлорофилла, без которого не могла бы функционировать ни одна экосистема. Элементы и их соединения, требующиеся организмам в сравнительно больших количествах, часто называют *макроэлементами.*

В последние годы внимание исследователей все больше привлекают те элементы и их соединения, которые хотя и необходимы для жизнедеятельности биологических систем, но требуются в крайне малых количествах. Они часто входят в состав жизненно важных ферментов. Эти элементы называют обычно *следовыми,* или *микроэлементами.* Поскольку небольшие потребности в микроэлементах, по-видимому, связаны с таким же небольшим (или даже меньшим) содержанием их в окружающей среде, они нередко становятся лимитирующими факторами. Развитие современных методов химического микроанализа, спектрографии, рентгеноструктурного анализа и биопроб значительно расширило наши возможности в измерении даже самых малейших количеств вещества. Кроме того, экспериментальные исследования роли микроэлементов получили сильный толчок, когда появилась возможность использовать радиоизотопы многих из этих элементов. Уже давно известны болезни, связанные с нехваткой следовых элементов. Соответствующие патологические симптомы наблюдались у лабораторных, домашних и диких животных и растений. В природных

условиях такие симптомы недостаточности связаны с необычной геологической историей местности, а иногда — с какими-то нарушениями в окружающей среде, часто в результате необдуманной деятельности человека. Примером необычного геологического прошлого может служить юг Флориды. Потенциально плодородные, богатые органическим веществом почвы этого района только тогда оправдали возлагавшиеся на них надежды полеводов и животноводов, когда выяснилось, что в этом бассейне осадконакопления недоставало меди и кобальта, обычно присутствующих в большинстве районов. Случай недостаточности микроэлементов, возможно связанный с неправильным землепользованием, был рассмотрен на с. 227 в связи с обсуждением круговорота CO_2.

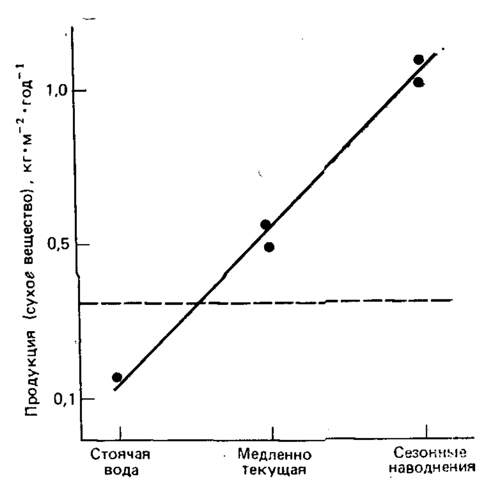
Для растений особенно важны 10 микроэлементов: железо (Fe), марганец (Mn), медь (Cu), цинк (Zn), бор (B), кремний (Si), молибден (Mo), хлор (Cl), ванадий (V) и кобальт (Co). По функции эти элементы можно разделить на три группы: 1) необходимые для фотосинтеза — Mn, Fe, Cl, Zn, V; 2) необходимые для азотистого обмена — Mo, B, Co, Fe; 3) необходимые для других метаболических функций — Mn, B, Co, Cu и Si. Все эти элементы, кроме бора, требуются также животным; кроме того, животным могут требоваться селен, хром, никель, фтор, иод, олово и, возможно, даже мышьяк (Mertz, 1981). Разумеется, между макро- и микроэлементами нельзя провести четкую и одинаковую для всех групп организмов границу; например, натрий и хлор нужны позвоночным в больших количествах, чем растениям; в самом деле, натрий часто вносят в список микроэлементов для растений. Многие из микроэлементов сходны с витаминами, действуя как катализаторы. Следовые металлы часто входят в состав органических соединений, так называемых металлоактиваторов; например, кобальт — важная составная часть молекулы витамина B_{12}. Голдмен (Goldman, 1965) описал случай, когда лимитирующим фактором экосистемы служит молибден. Добавка молибдена в количестве 100 частей на миллиард к воде горного озера повысила интенсивность фотосинтеза. Он обнаружил также, что в этом озере концентрация кобальта была достаточно высокой, чтобы тормозить развитие фитопланктона. Как и в случае макроэлементов, избыток микроэлементов, как и их недостаток, может также оказывать лимитирующее воздействие. Тем, кто интересуется этими проблемами, можно рекомендовать отлично иллюстрированную статью Фридена (Frieden, 1972), посвященную роли жизненно важных элементов.

Течение и давление

В атмосфере и гидросфере, в которых обитают организмы, редко и недолго бывает полный покой. Водные течения не только сильно влияют на концентрацию газов и питательных веществ, но и не-

20 Заказ № 1383

посредственно действуют как лимитирующие факторы на видовом уровне, а нередко как энергетические субсидии, увеличивающие продуктивность на уровне сообщества. Так, различия между видовым составом сообществ ручья и небольшого пруда в основном связаны с большими различиями в факторе течения. Многие растения и животные ручья морфологически и физиологически приспособлены к сохранению своего положения в потоке; кроме того,



5.16. Продуктивность заболоченных лесов в зависимости от режима течения воды. Горизонтальная штриховая линия — средний уровень продуктивности лесов, находящихся в том же районе на возвышенностях, не подверженных затоплению. Таким образом, стоячая вода создает стрессовые условия для экосистемы, а проточная или сезонно затопляющая действует как дополнительный источник энергии, повышающий продуктивность. Пять точек нанесены на график по данным из работы Коннера и Дэя (Conner, Day, 1976).

известно, что для них характерны вполне определенные пределы толерантности к специфическому фактору течения. Вместе с тем течение воды, играющее роль энергетической субсидии, является основным фактором продуктивности болотных экосистем (см. рис. 5.16).

На суше лимитирующее воздействие на активность и даже на распределение организмов оказывает ветер; иногда его действие оказывается благоприятным. Например, в ветреные дни птицы не покидают своих укрытий, поэтому в такие дни для эколога не имеет смысла проводить учет птиц. Ветер способен изменять внешний вид растений, особенно в тех местообитаниях, например в альпийских зонах, когда лимитирующее действие оказывают другие факторы. Уайтхед (Whitehead, 1958) экспериментально показал, что в открытых горных местообитаниях ветер лимитирует рост

растений. Когда экспериментатор построил стену, защитившую растительность от ветра, высота растений увеличилась.

Движение воздуха, как и течение воды, может увеличивать продуктивность, что, по-видимому, имеет место в некоторых тропических дождевых лесах (см. гл. 3, разд. 3). Большое значение имеют бури, хотя их действие сугубо локально. Ураганы, да и обычные ветры, способны переносить животных и растения на большие расстояния и, таким образом, изменять на много лет состав лесных сообществ. В недавней работе по лесам Новой Англии (Oliver, Stephens, 1977) сообщается, что в структуре здешней растительности и сейчас заметно действие двух ураганов, пронесшихся в этих местах до 1803 г. Замечено, что в тех областях, где, казалось бы, возможности расселения насекомых по всем направлениям одинаковы, они быстрее расселяются по направлениям преобладающих ветров. В сухих районах ветер является особенно важным лимитирующим фактором для растений, поскольку он увеличивает скорость потери воды путем транспирации и, как уже было сказано, пустынные растения имеют множество специальных приспособлений для смягчения этого лимитирующего эффекта.

Барометрическое давление, по-видимому, не является лимитирующим фактором непосредственного действия, хотя некоторые животные, несомненно, реагируют на его изменения; однако барометрическое давление имеет прямое отношение к погоде и климату, которые оказывают непосредственное лимитирующее воздействие на организмы. В океане гидростатическое давление играет большую роль, так как его градиент от поверхности до дна огромен. С погружением в воду на каждые 10 м давление повышается на 1 атм.

В самых глубоководных частях океанов давление достигает 1000 атм. Многие животные способны выносить резкие колебания давления, особенно если в их теле не содержится свободного воздуха или какого-либо газа. В противном случае возможно развитие газовой эмболии. Высокие давления, характерные для больших глубин, в общем оказывают подавляющее действие на процессы жизнедеятельности.

Почва

В некоторых случаях целесообразно подразделять биосферу на атмосферу, гидросферу и педосферу, или почву. Свойства каждой из них во многом определяются экологическими реакциями и взаимодействием организмов, а также взаимодействием экосистем с основными круговоротами. Все слои биосферы состоят из живого и неживого компонентов, которые, впрочем, легче разграничиваются в теории, чем на практике. Особенно тесно эти компоненты связаны в почве, которая, по определению, состоит из выветрело-

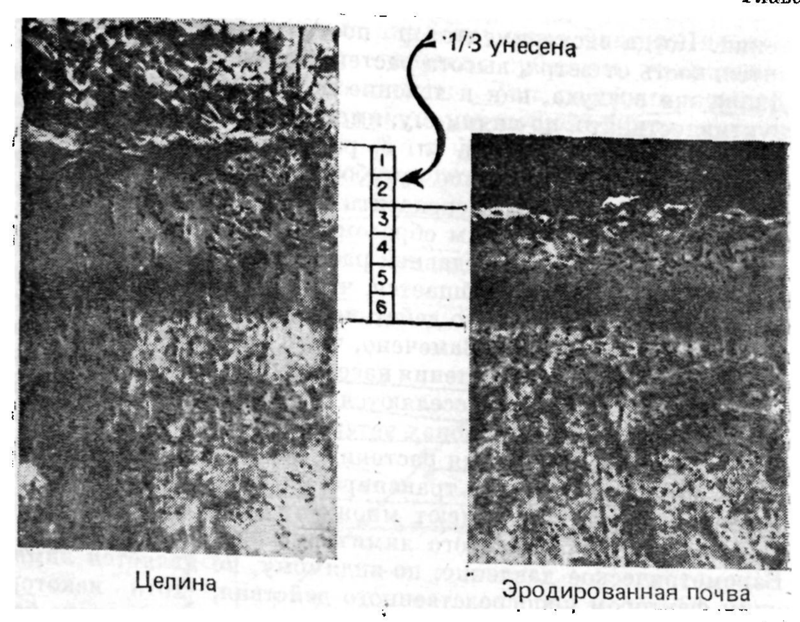


Рис. 5.17. Почвенный профиль целины (*А*) по сравнению с профилем эродированной почвы (*Б*) в листопадном лесу. На левом снимке 1—2—горизонт A_1, 3—4 — горизонт A_2, 5—6 — горизонт B_1 (накопления вымываемого материала). Ср. с рис. 5.18. (Снимок Службы охраны почв США).

го слоя породы с жирыми организмами и продуктами их разложения. Если бы на Земле не было жизни, то, она, возможно, имела бы «почву», воздух и воду, но и воздух, и вода, и особенно «почва» радикально отличались бы от тех, что существуют сейчас. Следовательно, почва — это не только «фактор» среды, окружающей организмы, но и продукт их жизнедеятельности. В общем можно считать, что почва — итоговый результат действия климата и организмов, особенно растений, на материнскую породу. Таким образом, почва состоит из исходного материала — подстилающего минерального субстрата и органического компонента, в котором организмы и продукты их жизнедеятельности перемешаны с тонко измельченным и измененным исходным материалом. Промежутки между частицами заполнены газами и водой. Текстура и пористость почвы — важнейшие характеристики, во многом определяющие доступность биогенных элементов растениям и почвенным животным.

Рассматривая крутой откос речного берега или стенку траншеи (рис. 5.17), мы видим, что почва состоит из хорошо выраженных слоев, часто различающихся по цвету. Эти слои называются почвенными горизонтами, а последовательность горизонтов от поверхности вглубь называется почвенным профилем. Верхний горизонт,

или *горизонт А* (гумусовый), состоит из отмерших растений и животных, превратившихся в мелкодисперсный органический материал благодаря процессу *гумификации*, который описан в гл. 2, разд. 5. В зрелой почве этот горизонт обычно разделен на четко выраженные слои, находящиеся на разных стадиях гумификации. Перечислим эти слои, начиная от поверхности (рис. 5.17 и 5.18): подстилка (A_O), гумус (A_1) и выщелоченная (светлоокрашенная) зона (A_2). Слой A_O иногда делят на А-1 (собственно подстилка), А-2 (грубый гумус) и А-3 (перегной). Подстилка (A_O) представляет собой детритный компонент и может рассматриваться как своеобразная экологическая подсистема, в которой микроорганизмы (бактерии и грибы) совместно с мелкими членистоногими (почвенными клещами и коллемболами) осуществляют разложение органического вещества. Когда последнее исчерпывается, процессы разложения заметно сокращаются (см. рис. 2.9). В лесах ежегодное поступление листового опада в подсистему подстилки увеличивается с севера на юг (рис. 5.19).

Следующий крупный горизонт, *горизонт В*, состоит из минеральной почвы, органические соединения в которой переработаны в неорганические редуцентами в процессе *минерализации* и хорошо перемешаны с тонко измельченной материнской породой. Растворимые вещества горизонта В часто образуются в горизонте А и откладываются, вымываясь идущим вниз потоком воды, в горизонте В. Темная полоса на рис. 5.17—верхняя часть горизонта В, где накапливаются эти вещества. Третий горизонт, или *горизонт С*, представляет собой более или менее неизменную материнскую породу. Это может быть коренная порода, распавшаяся на обломки на месте, или порода, перенесенная в данное место силой тяжести (коллювий), водой (аллювий), ледниками (ледниковые отложения) или ветром (эоловые отложения, или лесс). Перенесенные почвы часто крайне плодородны (вспомним мощные лессовые почвы Айовы и богатые почвы в дельтах больших рек).

Почвенный профиль и относительная толщина горизонтов, как правило, характерны для данной климатической зоны и рельефа данной местности (рис. 5.18, 5.20 и 5.21). Так, почвы прерий отличаются от лесных тем, что гумификация здесь идет быстро, а минерализация замедлена. Поскольку травы и их корневая система недолговечны, ежегодно в почву поступает много органического вещества, которое быстро разлагается; сохраняется лишь небольшая часть подстилки или грубого гумуса, все остальное переходит в гумус. В лесу подстилка и корни разлагаются медленно и, поскольку минерализация идет быстро, слой гумуса остается тонким (рис. 5.18). Так, почвы прерий содержат в среднем около 12 000 т гумуса на 1 га, лесные — около 100 т на 1 га (Daubenmire, 1974). В переходной зоне от леса к прерии в Иллинойсе по цвету почвы легко отличить, какое поле было раньше прерией, а какое — лесом:

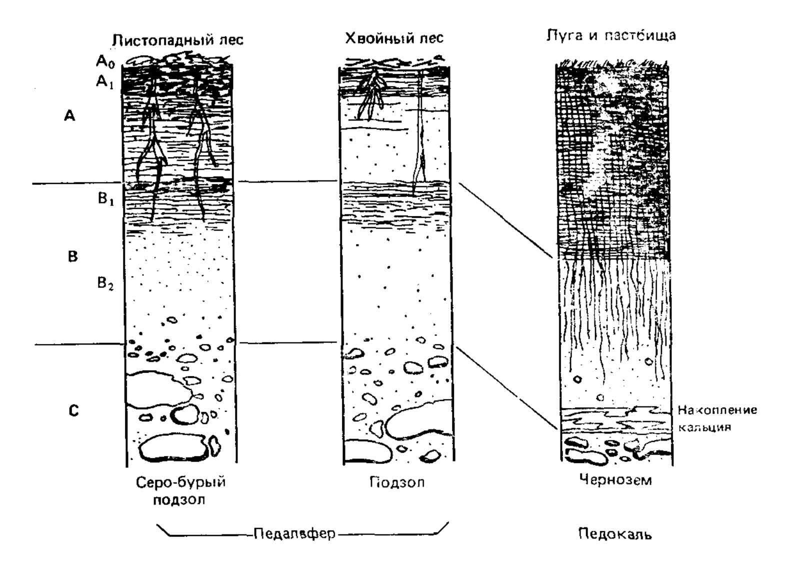


Рис. 5.18. Упрощенные схемы трех основных типов почвы, характерных для трех основных биотических зон (см. подпись к рис. 5.22).

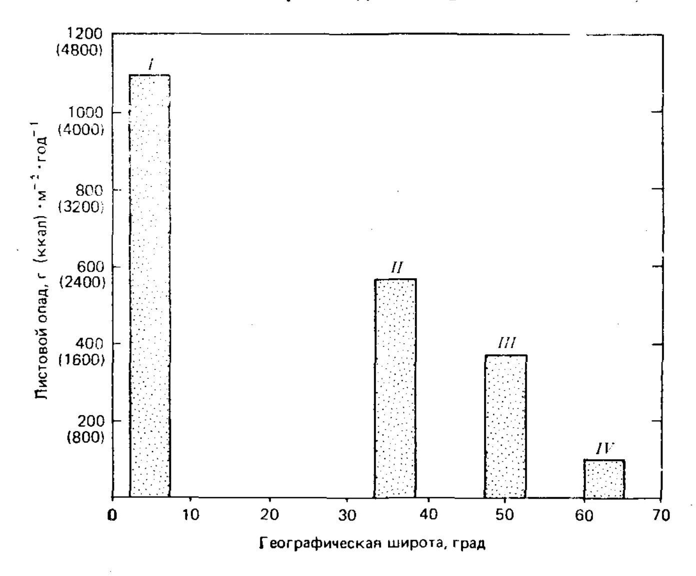


Рис. 5.19. Годовой опад листьев в лесах, расположенных в разных широтах. *I* — экваториальные леса, *II* — леса умеренного теплого климата, *III* — леса умеренного холодного климата, *IV* — арктические и горные леса. (По данным Bray, Gorham, 1964.)

почва прерии гораздо темнее из-за высокого содержания гумуса. Не случайно «житницы мира» расположены в районах прерий с достаточным количеством осадков.

Рельеф местности сильно влияет на характер почвенного профиля в каждой климатической области. На склонах, особенно если человек неправильно их использует, горизонты А и В обычно тонки из-за эрозии. На рис. 5.21 показано, как изменяются характеристики почвы на градиенте от низменности к возвышенности в зоне прерий. Плоские и полого наклонные земли имеют более мощные, более зрелые (с хорошо развитым профилем) и более плодородные почвы, чем земли на крутых склонах.

Иногда на плохо дренированных землях вода может быстро уносить вещества в более глубокие слои почвы, образуя минеральный сцементированный почвенный слой, непроницаемый для животных, корней растений и воды. На рис. 8.10 показан экстремальный случай развития такого горизонта. Здесь растет приземистый, карликовый лес, хотя в этой же зоне на нормальных почвах растут гигантские секвойи. В случае плохого дренажа, например на болотах, условия также благоприятствуют накоплению гумуса, поскольку слабая аэрация замедляет разложение.

Классификация почв в высшей степени эмпирична. Почвоведы могут выделять в одной небольшой области десятки типов почвы. В США местные почвенные карты можно получить от организаций, ведающих охраной почв и в университете каждого штата. Такие карты и приложенные к ним описания почв дают полезные сведения, необходимые для исследований наземных экосистем. Экологу, конечно, недостаточно только знать название почвы в районе исследования. Как минимум необходимо установить три важные характеристики по крайней мере для горизонтов А и В: 1) механический состав — процент песка, ила и глины (при анализе можно пользоваться и более детальным подразделением частиц по размеру); 2) процент органического вещества и 3) «обменоспособность» почвы, т. е. количество обменоспособных биогенных элементов. Как подчеркивалось в гл. 4, потенциальное плодородие определяется при прочих благоприятных условиях не столько общим количеством минеральных веществ, сколько их доступностью для организмов.

В табл. 5.2 перечислены основные типы почв в США в порядке убывания их площади. Лучшие почвы для сельского хозяйства — альфисоли и моллисоли, но они занимают всего около 22% площади суши. Огромные районы США пригодны для сельского хозяйства только в том случае, если получают много удобрений и воды. То же самое относится ко всей планете в целом.

Поскольку почва — продукт климата и растительности, карта основных типов почв мира (рис. 5.22) представляет собой карту климата и растительности. При соответствующей материнской

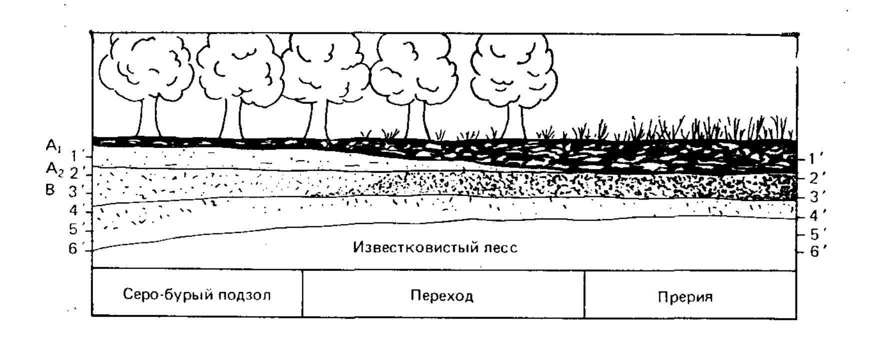
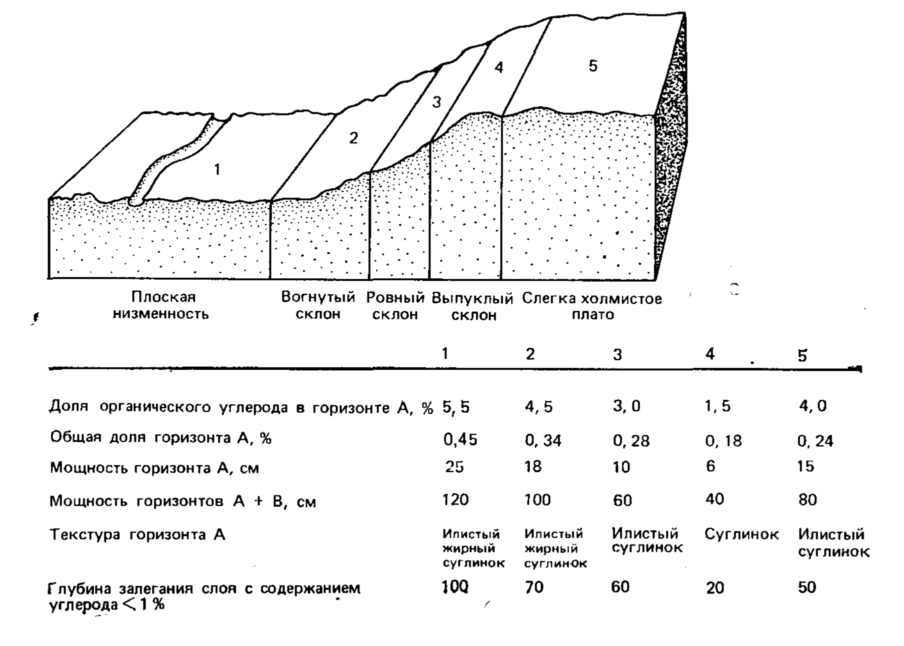


Рис. 5.20. Взаимосвязь почвы и растительности в переходной зоне между прерией и лесом. Под действием разной растительности и климата из одной материнской породы развиваются резко различающиеся почвы. Материнская порода в данном случае — известковистый лесс, или перенесенный ветром горизонт С. Основные черты, отличающие лесную почву от почвы прерий, — меньшее количество органических веществ, развитие подзолистого горизонта А (с тонким гумусовым слоем; см. рис. 5.18) и усиление структурированности горизонта В. (Crocker, 1952.)



	1	2	3	4	5
Доля органического углерода в горизонте А, %	5, 5	4, 5	3, 0	1, 5	4, 0
Общая доля горизонта А, %	0,45	0, 34	0, 28	0, 18	0, 24
Мощность горизонта А, см	25	18	10	6	15
Мощность горизонтов А + В, см	120	100	60	40	80
Текстура горизонта А	Илистый жирный суглинок	Илистый жирный суглинок	Илистый суглинок	Суглинок	Илистый суглинок
Глубина залегания слоя с содержанием углерода < 1 %	100	70	60	20	50

Рис. 5.21. Изменения свойств почвы в зоне грасленда в зависимости от рельефа. (Colman et al., 1981.)

Таблица 5.2. Почвы США. Данные по оценкам Дж. Уитти, Служба охраны почв, Министерство сельского хозяйства США; см. Bartholomew, Alexander, 1981.

	Занимаемая площадь, $\times 10^6$ км²	Доля в %
Горные почвы	25,6	20,0
Аридисоли (пустынные почвы)	24,4	19,1
Альфисоли (умеренно выветрелые лесные почвы)	17,1	13,4
Инсептисоли (слабо развитые почвы)	11,5	9,0
Моллисоли (луговые и пастбищные почвы)	11,1	8,7
Оксисоли (окисленные, тропические почвы)	11,1	8,7
Энтисоли (недавно возникшие почвы; горизонты не развиты)	10,8	8,4
Ультисоли (сильно выветрелые лесные почвы)	7,2	5,6
Сподосоли (песчаные, слабо развитые почвы)	5,6	4,4
Вертисоли (разбухающие глинистые почвы)	2,3	1,8
Гистосоли (органические почвы; некоторые заболоченные земли)	1,2	0,9
Всего	127,9	100,0

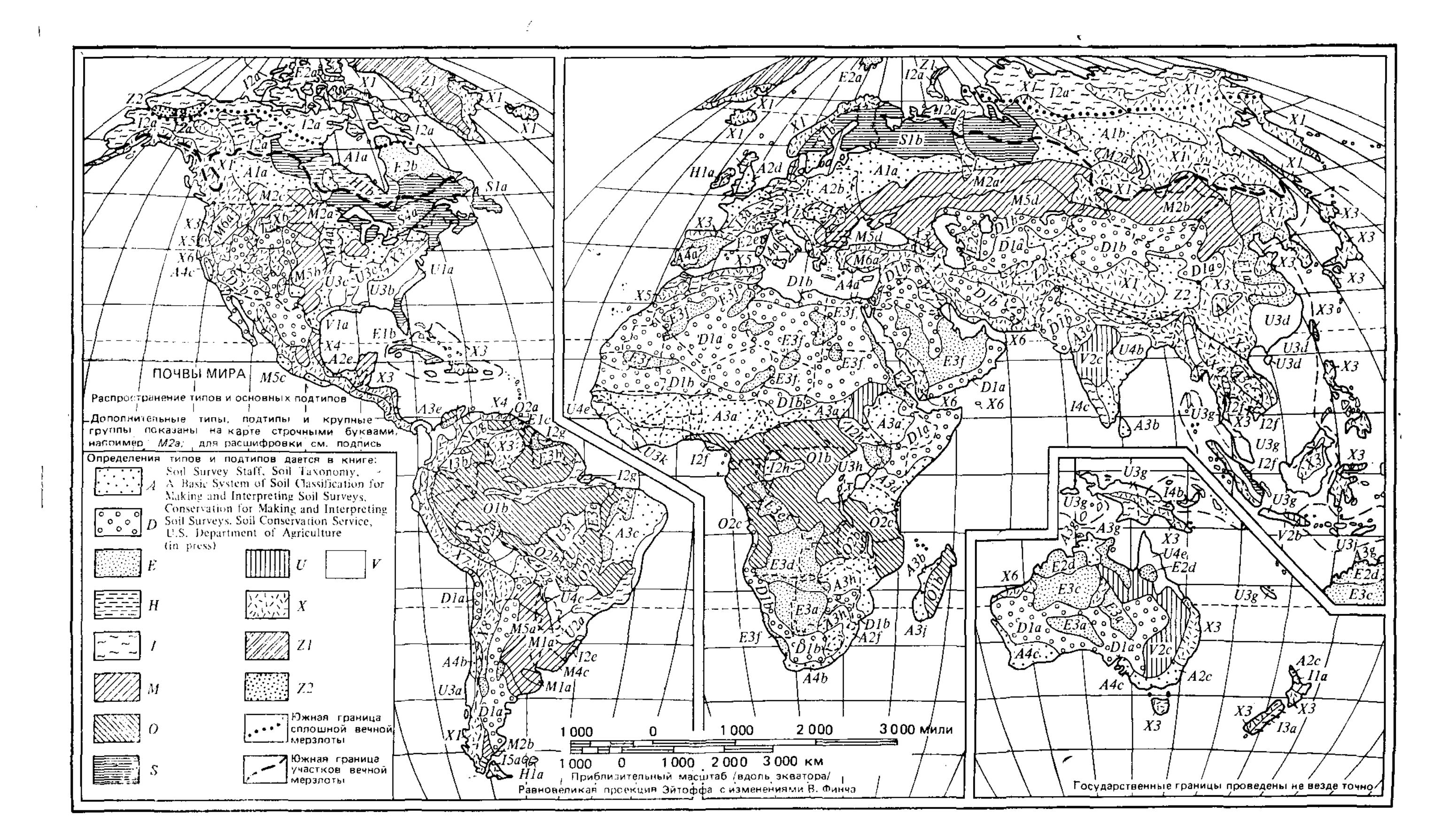
Примечание: Почвы перечислены в порядке убывания занимаемой площади.

породе и не слишком крутом рельефе местности под действием климата и организмов обычно формируется почва, характерная для данной зоны. С экологической точки зрения почвы каждой зоны можно разделить на две группы: зрелые почвы равнинной или пологохолмистой местности, свойства которых определяются в основном климатом и растительностью, и незрелые (с неразвитым профилем), свойства которых зависят от местных условий рельефа, уровня грунтовых вод или типа материнской породы. Степень зрелости почвы, т. е. степень соответствия между почвой, климатом и растительностью, сильно варьирует по районам. Например, по оценке Волфэнджера (Wolfanger, 1930), в округе Маршалл, шт. Айова, зрелыми являются 83% почв, а в округе Берти, шт. Северная Каролина, расположенном на песчаной «геологически молодой» береговой равнине, — только 15%. Роль, которую тип почвы играет в функционировании экосистемы, зависит от стадии геологического и экологического развития.

Настоятельно рекомендую читателю небольшие книги Келлога (Kellogg, 1975) — о почвах с сельскохозяйственной точки зрения и Ричардса (Richards, 1974) — о почве как экосистеме.

Эрозия почв

В 30-х годах нашего века правительством США была организована Служба охраны почв, целью которой стала борьба с эрозией почвы, губившей тысячи гектаров сельскохозяйственных и лесных



ПОЧВЫ МИРА
Распространение типов и основных подтипов
Дополнительные типы, подтипы и крупные группы показаны на карте строчными буквами, например M2a; для расшифровки см. подпись
Определения типов и подтипов дается в книге: Soil Survey Staff, Soil Taxonomy, A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys, Conservation for Making and Interpreting Soil Surveys. Soil Conservation Service, U.S. Department of Agriculture (in press)
A
D
E
H
I
M
O
S
U
V
X
Z1
Z2
Южная граница сплошной вечной мерзлоты
Южная граница участков вечной мерзлоты
1 000 0 1 000 2 000 3 000 мили
1 000 0 1 000 2 000 3 000 км
Приблизительный масштаб /вдоль экватора/
Равновеликая проекция Эйтоффа с изменениями В. Финча
Государственные границы проведены не везде точно

угодий. Примерно в то же время на Западных равнинах США бушевали пыльные бури. Разработанная тогда программа спасения почв — отличный пример того, как должно работать правительство демократической страны. Были созданы тесные связи между Вашингтоном, правительствами штатов, университетами, владеющими участками земли в этих штатах, и округами, где местные агенты работали непосредственно с землевладельцами. Вашингтон обеспечивал средства, а университеты — знания, но решения принимались на местном уровне. Террасирование склонов, контурная вспашка, создание прудов на фермах, высадка покровных культур, закрепляющих почву, создание буферных полос с постоянной растительностью, севооборот и другие меры вместе с улучшением экономического положения фермеров позволили повернуть вспять процесс утраты почв, а правила охраны почв стали

Рис. 5.22. Почвы мира; распределение типов и основных подтипов. *A*. Альфисоли. Почвы с подповерхностным отложением глины и запасом щелочности от среднего до высокого; обычно влажные или влажные в течение 90 дней подряд в период температур, благоприятных для роста растений. *A1* — боральфы; *A2* — удальфы; *A3* — устальфы; *A4* — ксеральфы. *D*. Аридисоли. Почвы с почвенными горизонтами, обычно по всей толщине сухие, не бывающие влажными в течение 90 дней подряд в период температур, благоприятных для роста растений. *D1* — не дифференцируются; *D2* — аргиды. *E*. Энтисоли. Почвы без почвенных горизонтов; бывают сильно влажные, влажные или сухие. *E1* — аквенты; *E2* — ортенты; *E3* — псамменты. *H*. Гистосоли. Органические почвы. *H1* — не дифференцируются. *I*. Инсептисоли. Почвы с почвенными горизонтами, в которых имеется изменение или концентрация, но нет накоплений перенесенного материала, кроме карбонатов или силикатов; обычно влажные или сохраняют влажность на протяжении 90 дней подряд в период температур, благоприятных для роста растений. *I1* — андепты; *I2* — аквепты; *I3* — орхепты; *I4* — тропепты; *I5* — умбрепты. *M*. Моллисоли. Почвы с почти черными, богатыми органическими веществами поверхностными горизонтами и высоким запасом щелочности; бывают обычно либо влажными, либо сухими. *M1* — альболли; *M2* — боролли; *M3* — рендолли; *M4* — удолли; *M5* — устолли; *M6* — ксеролли. *O*. Оксисоли. Почвы с почвенными горизонтами, состоящие в основном из смеси каолина, гидратированных оксидов и кварца; содержат мало выветриваемых минералов. *O1* — ортоксы; *O2*—устоксы. *S*. Сподосоли. Почвы с накоплением аморфного материала в подповерхностных горизонтах; обычно влажные или сильно влажные. *S1* — не дифференцируются; *S2* — акводы; *S3* — гумоды; *S4* — ортоды. *U*. Ультисоли. Почвы с накоплением глины в подповерхностных горизонтах и малым запасом щелочности; обычно влажные или сохраняют влажность на протяжении 90 дней подряд в период температур, благоприятных для роста растений. *U1* — акульты; *U2* — гумульты; *U3* — удульты; *U4* — устульты. *V*. Вертисоли. Почвы с высоким содержанием набухающих глин; в сухие периоды развиваются глубокие и широкие трещины. *V1* — удерты; *V2* — устерты. *Z*. Остальные. *Z1* — ледниковые поля; *Z2* — оголенные горы. *X*. Почвы горных районов, *X1* — криические (включая сподосоли); *X2* — криические (включая альфисоли); *X3* — удические; *X4* — устические; *X5* — ксерические; *X6* — аридические; *X7* — устические и криические; *X8* — аридические и криические.

среди фермеров общепринятыми. Возможно, частично из-за своего успеха Служба охраны почв получила такую поддержку в конгрессе и в правительствах штатов, что стала все больше приобретать бюрократический характер (т. е. стала меньше реагировать на действительные нужды) и расширила область своей деятельности на строительство каналов и крупных плотин, часто имевших сомнительную ценность для охраны почв. Затем, в 1970-х годах, эрозия почвы сама по себе снова стала тревожной проблемой для США. Это объясняется появлением в то время двух новых тенденций:

1. Индустриализация сельского хозяйства, предпочтение «прибыльных культур», которые рассматриваются не столько как пища, сколько как выгодный товар, особенно для экспорта. К сожалению, когда фермами управляют, как промышленным предприятием, причем часто владеют ими корпорации или люди, не живущие сами на ферме, основной целью становится получение в краткий срок больших урожаев, а не поддержание долговременного плодородия и продуктивности.

2. Расползание городов, когда человек строит дороги и жилые дома в сельской местности, не заботясь или почти не заботясь о сохранении почв. Службе охраны почв не удалось организовать институт «городских агентов», которые помогали бы планировщикам избегать эрозии! На рис. 5.23 показана взаимосвязь эрозии с землепользованием; по этой диаграмме видно, насколько серьезной может быть эрозия в районах, занятых городами и фермами.

Хотя периоды очень быстрой утраты почв, связанные с городским и пригородным строительством, обычно длятся недолго, заметная эрозия городских и сельских ландшафтов может продолжаться годами, если не принимаются меры по ее сокращению. Служба охраны почв считает, что допустимым максимальным пределом для хороших мощных почв может быть потеря с полей с рядовыми культурами примерно 10 т на гектар, а в случае менее богатых и мощных почв — около 4 т на гектар. Недавнее обследование, результаты которого цитируются в отчете Совета по качеству окружающей среды «Будущее Земли: время действовать» (Council on Environmental Quality, 1981), показало, что половина лучших сельскохозяйственных земель в Айове и Иллинойсе теряет сейчас по 20—40 т с 1 га в год. По другой оценке (Batie, Healy, 1980) предполагается, что 25% всех пахотных земель США теряет почву быстрее, чем «приемлемая» скорость в 10 т с 1 га в год. Для наглядности укажем, что гектар верхнего слоя почвы мощностью 15 см (примерно такова глубина вспашки) весит около 2000 т, так что 1 см соответствует примерно 133 кг. Потеря в год 20 т с 1 га означает, что примерно каждые 7 лет теряется 1 см почвы. При такой скорости утраты почвы получается, что один урожай кукурузы (хороший урожай — 27,2 ц с 1 га) стоит три с лишним тонны

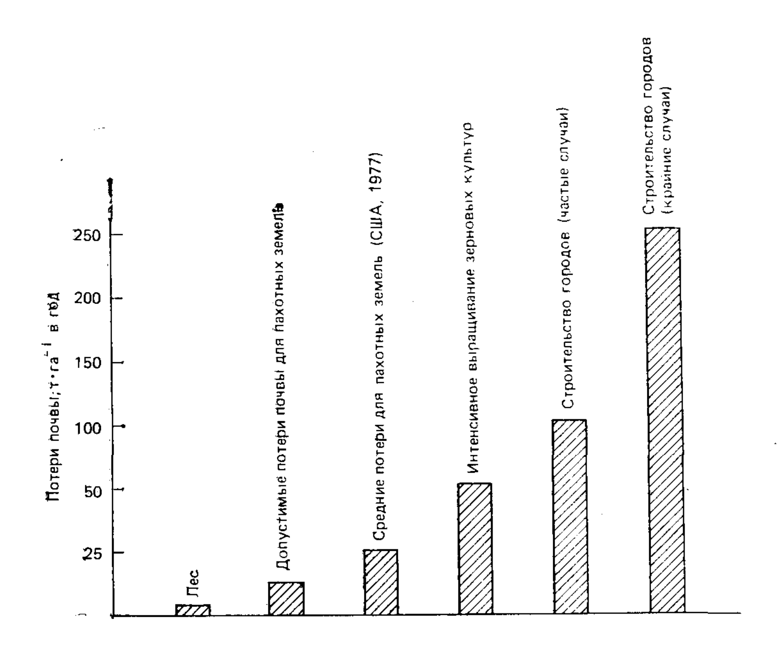


Рис. 5.23. Потери (в результате эрозии) почвы в зависимости от использования земли. (Из служебного отчета Министерства сельского хозяйства США, 1978.)

потерянной почвы. По одной из оценок (Langsdale et al., 1979), утрата каждых 2,5 см верхнего слоя почвы сокращает годовой урожай кукурузы на 27,2 кг, или на 10%. Если все эти оценки верны и эрозия будет продолжаться с такой же скоростью, то вряд ли мы сможем добиваться дальнейшего увеличения урожаев со все сокращающихся площадей.

Эрозия, разумеется, не единственная проблема, угрожающая погубить способность почвы производить пищу и текстильные волокна для человека. Урожаи определенно сокращаются из-за уплотнения почвы, вызываемого интенсивным использованием все более крупной и тяжелой сельскохозяйственной техники. Этот фактор можно смягчить, сократив масштабы вспашки. Кроме того, согласно уже упоминавшемуся отчету Совета по качеству среды, примерно половина всех орошаемых земель мира в той или иной мере страдает от засоления (накопления соли) или ощелачивания (накопления щелочей). До настоящего времени, несмотря на сни-

жение качества почвы, на ней удается получать те же урожаи, увеличивая количество удобрений и воды. Этот метод будет действенным до тех пор, пока такие субсидии будут оставаться сравнительно дешевыми, а в ближайшем будущем можно ожидать их постепенное подорожание.

В конечном счете судьба почвенной экосистемы зависит от готовности общества в своих экономических расчетах поступиться некоторыми немедленными выгодами ради выгод долговременных. Размер немедленных затрат на сохранение почв можно сильно уменьшить разработкой более эффективных и более гармоничных агроэкосистем (о них шла речь в гл. 2, разд. 7). Это скорее политическая и экономическая проблема, чем экологическая или техническая.

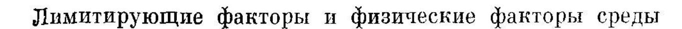
Пожары как экологический фактор

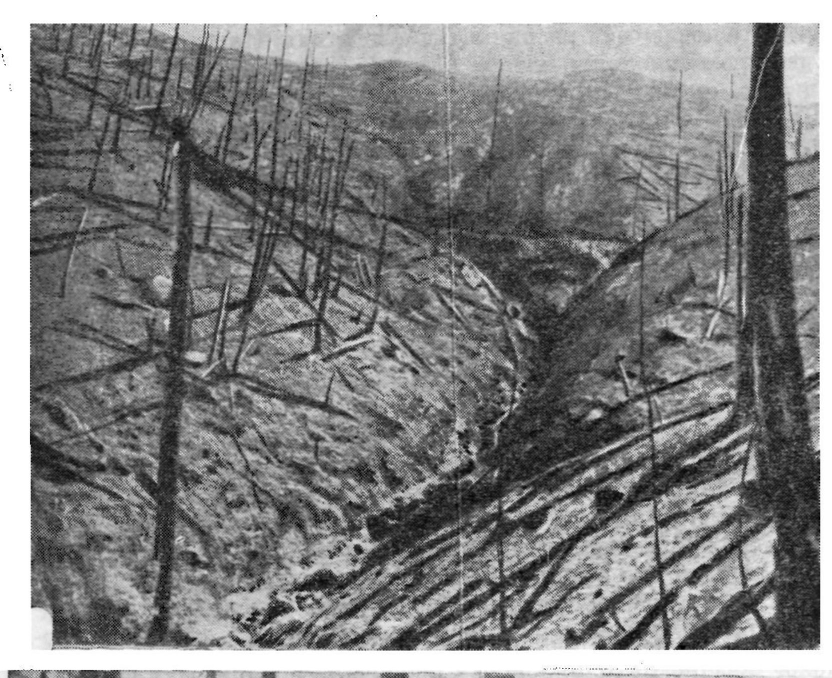
Исследования, проведенные в последние 50 лет, показали, что наши представления о пожаре как экологическом факторе требуют решительного пересмотра. Пожар — важный фактор, который является, можно сказать, частью «климата» в большинстве наземных местообитаний и формирует историю их флоры. Соответственно биотические сообщества компенсируют этот фактор и адаптируются к нему, так же как к температуре или влажности. Как и в большинстве случаев, человек сильно изменил влияние этого фактора, либо усилив его, либо ослабив. Нежелание признать тот факт, что экосистемы способны «адаптироваться к пожару», часто приводило к неправильному использованию природных ресурсов. При правильном использовании огонь может быть очень ценным экологическим инструментом. Пожар является крайне важным лимитирующим фактором хотя бы потому, что человек способен его контролировать в значительно большей степени, чем многие другие лимитирующие факторы. Взаимоотношения древнего человека с огнем обсуждаются в работах Зауэра (Sauer, 1950, 1963).

Палы играют особенно большую роль в лесных и степных районах умеренных зон и в тропических районах с засушливым сезоном. Во многих районах на западе или юго-востоке США трудно найти более или менее крупный участок, на котором хотя бы последние 50 лет не было случая пожара. Чаще всего причиной пожара служит удар молнии. А североамериканские индейцы, например, регулярно выжигали леса и прерии для своих нужд. Таким образом, пожар был лимитирующим фактором еще задолго до того, как человек начал решительно изменять окружающую среду. Итак, пожар надо рассматривать как экологический фактор наряду с температурой, атмосферными осадками и почвой и изучать этот фактор без каких бы то ни было предрассудков.

Пожары как экологический фактор бывают различных типов и оставляют после себя различные последствия. На рис. 5.24 показаны два противоположных типа пожара. Например, верховые, или «дикие» (т. е. очень интенсивные и не поддающиеся сдерживанию), пожары часто разрушают всю растительность да и всю органику почвы, а последствия *низовых пожаров* совершенно иные. Верховые пожары оказывают лимитирующее действие на большинство организмов; биотическому сообществу приходится начинать все сначала, с того немногого, что осталось, и должно пройти много лет, пока участок снова станет продуктивным. Низовые пожары, напротив, обладают избирательным действием; для одних организмов они оказываются более лимитирующими, для других — менее и, таким образом, способствуют развитию организмов с высокой толерантностью к пожарам. Кроме того, небольшие низовые пожары дополняют действие бактерий, разлагая отмершие растения и ускоряя превращение минеральных элементов питания в форму, пригодную для использования новыми поколениями растений. Азотфиксирующим бобовым небольшой пожар часто полезен. Там, где вероятность возникновения пожаров особенно велика, небольшие периодические низовые пожары значительно ослабляют опасность возникновения страшных верховых пожаров, сводя к минимуму количество горючей лесной подстилки. Осматривая участки в тех районах, где пожар может быть фактором среды, эколог обычно находит следы прошлых пожаров. Решение вопроса о том, следует ли полностью исключить возможность пожаров на каком-то участке (если этого действительно можно добиться), или же огонь здесь надо использовать как фактор управления средой, будет целиком зависеть от того, какой тип сообщества на этом участке желателен с точки зрения землепользования в данном районе.

Рассмотрим несколько хорошо изученных ситуаций, которые могут служить примерами того, что пожар действует как лимитирующий фактор и что пожар не всегда «вреден» с точки зрения человека. На береговых равнинах юго-запада США болотная сосна более устойчива к огню, чем все другие виды деревьев (а сосны в целом более устойчивы, чем лиственные породы). Верхушечная почка сеянцев болотной сосны хорошо защищена пучком длинных плохо горящих игл (рис. 5.24, вставка). Таким образом, низовые пожары избирательно благоприятствуют этому виду. При полном отсутствии пожаров поросль лиственных деревьев быстро растет и заглушает болотную сосну. Злаки и бобовые также элиминируются, и поэтому виргинская куропатка и другие животные, нуждающиеся в бобовых, не могут процветать в таких лесных местностях при полном отсутствии пожаров. По общему мнению экологов, великолепные девственные редкостойные сосновые леса на береговой равнине и их обильная дичь являются частью экосистемы «пожарного», или «огнеклимаксного», типа.





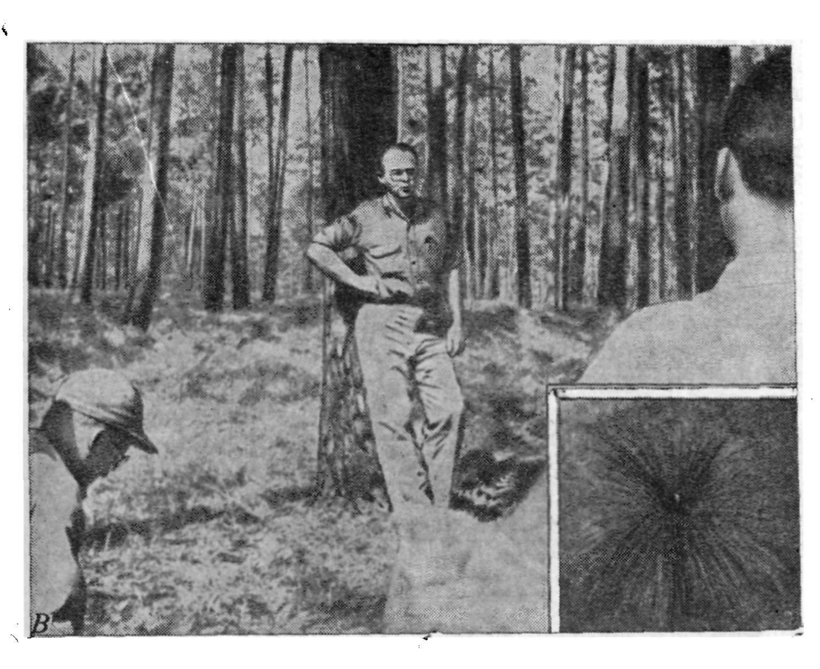


Рис. 5.24. Два крайних типа пожара. *А*. Результат сильного верхового пожара в Айдахо с последующей сильной эрозией водосборного бассейна. *Б*. Планомерное выжигание в лесу из болотной сосны на юго-западе Джорджии, с целью устранить конкуренцию со стороны лиственных пород, стимулировать рост бобовых и способствовать производству ценной сосновой древесины. Выжигание производится во влажных условиях, вечером (ночью огонь будет потушен росой). Обратите внимание на белый цвет дыма, свидетельствующий о малой потере элементов питания, и на то, что узкий фронт огня во многих местах легко перешагнуть. Такие небольшие поверхностные пожары не вредят муравьям, почвенным насекомым и мелким млекопитающим. *В*. Спелый лес из болотной сосны, выращенный с применением планомерных пожаров. На снимке — Э. Комарек, один из первых исследователей экологической роли пожаров, читает лекцию студентам. Вставка — проросток болотной сосны; верхушечная почка хорошо защищена от огня длинными иглами. (*А* — снимок Службы леса США; *Б* — фото Л. Нила, научно-исследовательская станция Толл-Тимберз; *В* — фото Ю. Одума.)

Долгосрочный результат разумного использования огня ясно виден на примере участков научно-исследовательской станции Толл-Тимберз в северной Флориде и на близлежащих плантациях юго-западной Джорджии, где уже много лет около полумиллиона гектаров леса управляются на основе принципов, разработанных покойным Г. Стоддардом и Э. и Р. Комареками, которые еще в 30-х годах начали изучение влияния пожаров на экосистему в целом. Стоддард (Stoddard, 1936) одним из первых выступил на защиту контролируемых или «плановых» выжиганий для увеличения про-

дукции древесины и дичи в те времена, когда, с профессиональной точки зрения лесоводов, всякий пожар считался вредным. Благодаря системе «точечных» выжиганий и разнообразному использованию земли на участках, предназначенных для высокоприбыльного выращивания леса, удается многие годы поддерживать высокую численность куропаток и диких индеек. В 1963—1978 годах на Станции ежегодно проводились «конференции по экологии пожаров». Труды этих конференций отражают не только местный опыт, но и взаимоотношения пожаров, почвы, растительности и климата в глобальном масштабе.

Особенно важную *роль пожар играет в прериях*. При достаточной влажности (например, в высокотравных прериях Среднего Запада США) пожары благоприятствуют травам за счет деревьев, а в сухих условиях (как на юго-западе США) огонь часто бывает необходимым, чтобы охранить прерию от вторжения пустынных кустарников. Главные точки роста и запасы энергии злаков находятся под землей, так что травы быстро и пышно отрастают после выгорания сухих надземных частей, при котором в почву возвращаются элементы питания. Показано, что тесная связь выгорания и выедания травы играет ключевую роль в поддержании поразительного разнообразия антилоп и других крупных травоядных и их хищников в восточноафриканских саваннах. Возможно, самый изученный тип пожаров — это тот, который распространен в экосистеме чапараля на побережье Калифорнии, в Средиземноморье и в других районах с дождливой зимой и сухим летом. Здесь пожары и производимые растениями антибиотики создают уникальный циклический климакс, описанный в гл. 8 (см. также рис. 8 в Приложении).

На рис. 5.25 показан пример использования пожаров в охотничьем хозяйстве на верховых болотах Англии. Многолетние обширные эксперименты показали, что выжигание пятнами или полосами площадью около 1 га каждая (примерно 6 таких пятен на 1 км^2) приводит к увеличению популяции шотландской куропатки и добычи охотников. Куропатки, которые питаются почками вереска, нуждаются для гнездования и укрытия от врагов в зрелом (невыжженом) вереске, но на выжженных восстанавливающихся участках они находят больше пищи. Это хороший пример компромисса между зрелостью и молодостью в экосистеме, имеющего важное значение и для человека (см. гл. 8).

Растения, как и следовало ожидать, выработали специальные адаптации к пожару так же, как они сделали это по отношению к другим лимитирующим факторам. Зависящие от пожаров и толерантные к пожарам виды можно разделить на две основные группы: 1) «восстанавливающиеся» виды, которые вкладывают больше энергии в подземные запасающие органы и меньше — в органы размножения (незаметные цветки с малым количеством нектара,

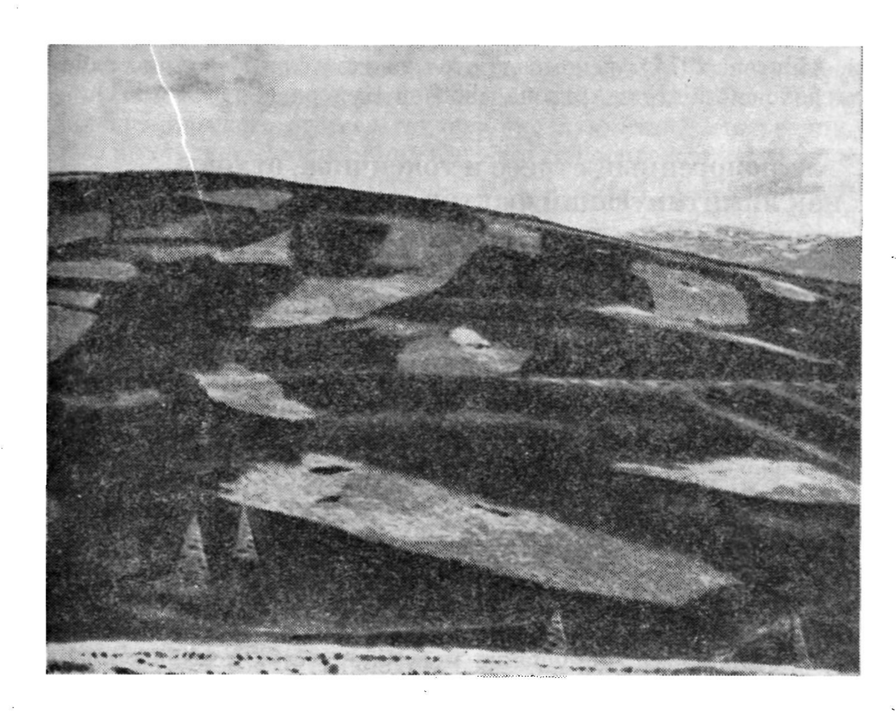


Рис. 5.25. Вересковое болото в Англии, выжженное полосами и пятнами, чтобы увеличить продукцию дичи. Светлоокрашенные пятна имеют площадь примерно по 1 га. Снимок служит иллюстрацией желательного соотношения молодой и зрелой растительности (подробности см. в гл. 7, разд. 3), а также принципа «краевого эффекта» (см. гл. 7). (Picozzi, 1968; воспроизведено с разрешения автора.)

малочисленные семена) и потому могут быстро регенерировать после того, как пожар убьет надземные части; и 2) «гибнущие в зрелости» виды, которые, напротив, дают многочисленные устойчивые семена, готовые прорасти сразу после пожара.

Вопрос «жечь или не жечь», конечно, может смущать отдельного гражданина, так как последствия выжигания могут быть очень различными в зависимости от времени и интенсивности. По своей неосторожности человек нередко бывает причиной увеличения частоты «диких» пожаров, поэтому необходимо активно бороться за пожарную безопасность в лесах и зонах отдыха. Частное лицо ни в коем случае не имеет права намеренно или случайно вызывать пожар в природе; *но каждый из нас должен знать, что использование огня специально обученными людьми — часть правильного землепользования.* Хороший обзор экологии пожаров

дается в сборнике под редакцией Козловски и Альгрена (Kozlowski, Ahlgren, 1974); рекомендуются также более ранние работы Альгренов (Ahlgren, Ahlgren, 1960) и Купера (Cooper, 1961).

5. Антропогенный стресс и токсичные отходы как лимитирующий фактор индустриальной цивилизации

Определения

Природные экосистемы обладают значительной резистентностью, упругостью или обоими этими свойствами, которые помогают переносить периодические тяжелые или острые нарушающие воздействия. Возможно, это связано с тем, что экосистемы от природы адаптированы к таким воздействиям. И в самом деле, многие организмы нуждаются в стохастических (случайных) нарушающих воздействиях, например пожарах или бурях, для долговременной устойчивости своего существования. Поэтому экосистемы нередко довольно хорошо восстанавливаются после многих периодических антропогенных нарушений, например случаев загрязнения среды или периодического снятия урожая. Но хронические (постоянные, продолжающиеся) нарушения могут привести к выраженным и устойчивым последствиям, особенно в случае загрязнения промышленными химическими отходами, ранее не существовавшими в окружающей среде. В таких случаях эволюционная история адаптации не может помочь организмам. Если мы не сможем сократить, ограничить или как-то изолировать от глобальных систем жизнеобеспечения те весьма токсичные отходы, которые постоянно производит тратящее много энергии индустриализованное общество, эти ядовитые отходы будут непосредственно угрожать нашему здоровью и станут для человечества основным лимитирующим фактором.

Объяснения

Для целей изучения полезно будет разделить антропогенный стресс экосистем на две группы, хотя эта классификация, как и всякая другая, будет несколько условной: 1) острый стресс, для которого характерно внезапное начало, быстрый подъем интенсивности и небольшая продолжительность нарушений; 2) хронический стресс, при котором нарушения невысокой интенсивности долго продолжаются или часто повторяются — это (по определению одного словаря) «постоянно беспокоящие» воздействия. Природные экосистемы обладают значительной способностью справляться с острым стрессом или восстанавливаться после него (см. гл. 2, разд. 6). Пример механизма, обеспечивающего быстрое восстановление, — стратегия покоящихся семян (гл. 4, разд. 3), которая облегчает восстановление леса после его вырубки. Последствия хронического стресса труднее оценить, так как реакции на него не столь наглядны. Могут пройти годы, прежде чем полностью выявятся последствия стресса. Например, потребовались годы, чтобы выявить связь между заболеваемостью раком и курением или хроническим слабым ионизирующим облучением. Еще не ясно, ведет ли экологический стресс к экологическому «раку» (беспорядочному росту на уровне популяций или сообщества). Но можно утверждать, что значительная часть раковых заболеваний у человека связана с веществами, загрязняющими пищу, воду и окружающую среду (Epstein, 1974; Reif, 1981).

Особенно опасны промышленные отходы, содержащие потенциальные стрессоры, которые представляют собой новые химические вещества и к которым живые организмы и экосистемы еще не смогли приспособиться, так как не встречались с ними ранее на протяжении своей эволюционной истории. Хроническое воздействие таких антропогенных факторов, вероятно, может вызвать существенные изменения в структуре и функции биотических сообществ в ходе акклиматизации и генетической адаптации к этим факторам. Судя по некоторым данным, в переходный (адаптационный) период организмы особенно чувствительны к другим, вторичным факторам — например, к болезням, которые могут иметь катастрофические последствия.

Возрастающий объем ядовитых отходов, наносящих вред здоровью человека при прямом контакте или загрязнении пищи и питьевой воды, приближается к критическим размерам. В 1978 г., по оценке Совета по качеству окружающей среды, производилось не менее 50 млн. т ядовитых отходов. В статье под названием «Отравление Америки» журнал «Тайм» (22 сентября 1980 г.) писал: «Из всех вмешательств человека в естественный порядок вещей ни одно не нарастает такими тревожащими темпами, как создание новых химических соединений. Только в США хитроумные «алхимики» современности ежегодно создают около 1000 новых препаратов. По последним данным, на рынке имеется около 50 000 разных химикатов. Многие из них, бесспорно, приносят человеку большую пользу, но почти 35 000 используемых в США соединений, по данным Федерального агентства охраны окружающей среды, определенно или потенциально вредны для здоровья человека».

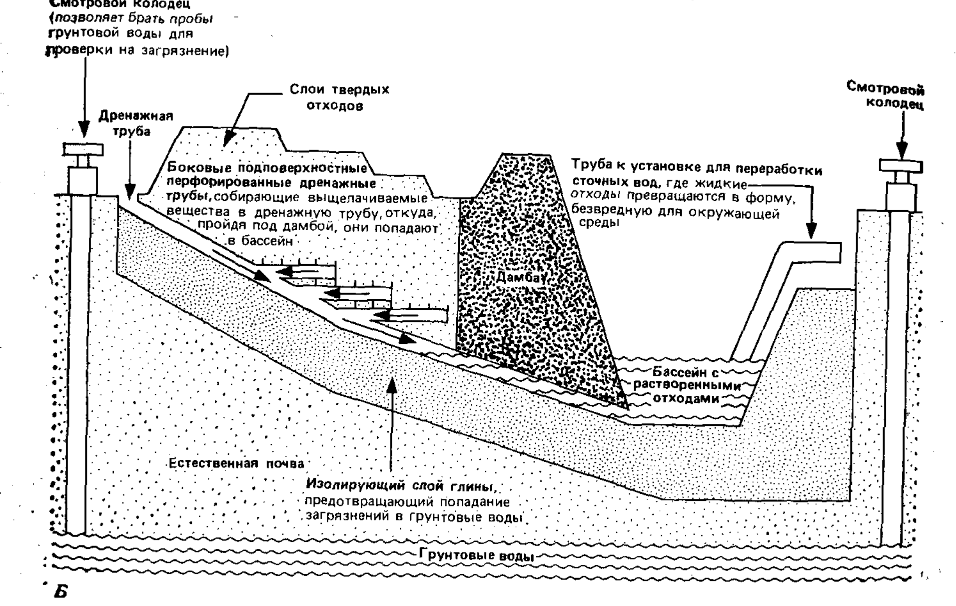
Возможно, наибольшую опасность, которая приведет к катастрофе, представляет загрязнение грунтовых вод и глубоких водоносных горизонтов, поставляющих значительную долю воды для городов, промышленности и сельского хозяйства. В отличие от поверхностных вод загрязненную грунтовую воду почти невозможно

очистить, так как она не подвергается воздействию солнечного света, быстрого течения и других естественных очищающих факторов, освобождающих от загрязнений поверхностную воду. Уже сейчас города, расположенные в крупных промышленных районах, не могут использовать для водоснабжения местные грунтовые воды из-за их загрязненности; воду приходится с большими расходами доставлять по трубам издалека.

Как было и с радиоактивными отходами, до 1980 г. обработка ядовитых отходов считалась «второстепенным вопросом», недостойным серьезного внимания. Ненужные вещества просто сбрасывались куда-нибудь, пока общественности не стало известно о несчастьях, случившихся в нескольких районах. Так, в печати получили освещение случай нью-йоркского района Лав-Кэнел, где пришлось выселить жильцов из кварталов, построенных на месте бывшей свалки, а также случай отравления кепоном большой части реки Джеймс в Вирджинии (были отравлены и рабочие завода, где выпускался этот инсектицид). Эти и другие несчастные случаи вызвали озабоченность граждан и заставили правительство действовать. Теперь, хотя и с некоторым опозданием, промышленность и правительство стараются действовать совместно в организации специальных центров по удалению и обезвреживанию отходов. Такие центры должны обрабатывать отходы всех предприятий обслуживаемого центром штата или региона. Прежде всего необходимо безопасно изолировать самые ядовитые вещества, чтобы было время для разработки методов их обезвреживания (в тех случаях, когда это возможно), сжигания, иммобилизации в составе стекловидных или керамических материалов и т. п. (другими словами, чтобы было время приложить ту изобретательность, которая создала эту проблему, к поискам способов ее разрешения). Нелегальную практику «полуночного сбрасывания» ядовитых отходов надо заменить какими-то способами их надежной изоляции (см. рис. 5.26). Следующим логическим шагом было бы найти заменители для большинства ядовитых химикатов, чтобы сократить объем веществ, требующих особой осторожности. Установки для обработки ядовитых отходов следует размещать вдали от подземных водоносных слоев, рек или жилых районов и вокруг таких установок должен иметься достаточно широкий незаселенный зеленый пояс. При правильном руководстве такие центры обезвреживания отходов могут сами стать особой отраслью промышленности, которая предоставит новые рабочие места и внесет вклад в частные секторы экономики.

Опасение вызывают не только те вредные отходы, которые попадают в воду, почву и пищу. Миллионы тонн опасных соединений ежегодно выносятся в атмосферу. Мы уже говорили о двух антропогенных стрессовых факторах, вызывающих особую озабоченность — о накоплении в атмосфере двуокиси углерода и о кислых

А



Б

Рис. 5.26. Варианты избавления от ядовитых отходов. Эту проблему нельзя больше считать не имеющей отношения к экономике. *А*. Очень плохой вариант — опасная свалка. *Б*. —Улучшенный вариант — надежная изоляция и обработка.

дождях (гл. 4, разд. 2), поэтому здесь мы рассмотрим размах загрязнения воздуха только в общих чертах.

В табл. 5.3 приводятся оценки количеств пяти основных загрязняющих воздух веществ, выброшенных в атмосферу над континентальной частью США в отдельные годы. Около 60% загрязняющих веществ приносится из других районов, промышленность дает 20%, электростанции — 12%, отопление — 8%. Хотя наибольшую прямую угрозу здоровью людей представляют загрязняющие вещества, накапливающиеся в больших концентрациях во время температурных инверсий над такими городами, как Токио, Лос-Анджелес и Нью-Йорк (слой теплого воздуха мешает загрязняющим веществам подниматься и рассеиваться), их воздействием в масштабе страны и всего мира также нельзя пренебрегать. Как видно из табл. 5.3, количество загрязняющих веществ достигло максимума в начале 70-х годов, а к концу десятилетия оно упало примерно на 5%, причём количество взвешенных частиц упало на 43%. Качество воздуха в США улучшается: отчет за 1980 г. Совета по качеству окружающей среды отмечает, что в 23 городах число «нездоровых» или опасных дней (определяемое по довольно условному стандарту чистоты воздуха) с 1974 по 1978 г. упало на 18%. По-видимому, в результате мер по экономии горючего, энергии и установки предписанных Федеральным правительством устройств по контролю загрязненности воздуха удалось хотя бы остановить рост этой загрязненности. Подобная остановка роста загрязненности воздуха отмечена и в Европе.

Загрязнение воздуха — сигнал отрицательной обратной связи, который вполне может спасти индустриализованное общество от гибели, так как 1) этот четкий сигнал опасности легко восприни-

Таблица 5.3. Сравнительные размеры загрязнения воздуха в США (в миллионах тонн в год) и изменения за 1966—1978 годы. (Данные за 1970—1978 годы — по Годовому отчету о качестве окружающей среды, Совет по качеству окружающей среды, 1980; данные по 1966 г. — по Докладу об обработке отходов и контролю над ними, Национальная академия наук США, 1966.)

	ВЧ[1]	SO_2	NO_x	ЛОС[2]	CO	Сумма
1966	12	23	8	15	65	112
1970	23	30	20	28	103	204
1973	20	30	22	28	104	204
1978	13	27	23	28	102	193
Изменения за 1970—1978 гг., %	—43	—10	+13	0	0	—5

[1] Общее количество взвешенных частиц.
[2] Летучие органические соединения (включая углеводороды).

мается всеми и 2) все мы вносим свой вклад в загрязнение воздуха (пользуясь автомашиной, электричеством, покупая изделия промышленности и т. д.), но все мы страдаем от него, так что ответственность нельзя свалить на подходящих «козлов отпущения». Решение проблемы должно основываться на холистической концепции, поскольку попытки заниматься каждым загрязняющим веществом как самостоятельной проблемой (подход «одна проблема — одно решение») не только неэффективны, но и, как правило, лишь переносят проблему с одного места (или местообитания) в другое.

Загрязнение воздуха, кроме того, отличный пример синергизма. Загрязняющие вещества реагируют в атмосфере между собой, создавая дополнительное загрязнение, что значительно усложняет общую проблему (иными словами, общий эффект больше суммы отдельных эффектов). Например, в присутствии солнечного света два компонента выхлопных газов реагируют между собой, давая новые и даже более ядовитые вещества, известные как фотохимический смог:

$$\text{Окислы азота} + \text{Углеводороды} \xrightarrow[\text{солнечного света}]{\text{Ультрафиолетовый компонент}} \text{Пероксиацетилнитрат (PAN)} + \text{Озон } (O_3).$$

Оба получившихся вещества не только вызывают слезоотделение и затруднение дыхания у человека, но и крайне ядовиты для растений. Озон усиливает дыхание листьев, в процессе которого расходуются запасные питательные вещества растения и оно гибнет. Пероксиацетилнитрат блокирует так называемую реакцию Хилла в фотосинтезе, и растение гибнет в результате того, что снижается образование питательных веществ в нем (Taylor et al., 1961; Dugger et al., 1966). Прежде всего гибнут более чувствительные сорта культурных растений, поэтому вблизи больших городов уже невозможны некоторые отрасли полеводства и садоводства. Другие фотохимические загрязнители, относящиеся к обширной группе многоядерных ароматических углеводородов (МАУ), известны как канцерогены. Э. Хааген-Смит был одним из получивших первую экологическую премию имени Тайлера за свои новаторские работы, касающиеся лос-анджелесского смога, проведенные в начале 50-х годов (Haagen-Smit et al., 1952; Haagen-Smit, 1963). Обзор влияния загрязнения воздуха на леса можно найти в работе У. Смита (W. Smith, 1981).

Если в этом десятилетии не будут продолжены напряженные усилия по сдерживанию процесса ухудшения качества окружающей среды, то вполне может случиться, что не нехватка ресурсов как таковых, а ядовитые вещества станут лимитирующим фактором для индустриальной цивилизации.

Примеры

Тепловое загрязнение становится сейчас самым распространенным случаем хронического стресса, поскольку, как диктует второй закон термодинамики, бесполезное тепло неизбежно должно возникать в качестве побочного продукта при любом превращении одной формы энергии в другую. Электростанции и другие крупные установки по превращению энергии высвобождают в воздух и воду огромные количества тепла, причем особенно большие объемы охлаждающей воды требуются атомным электростанциям. Так, при производстве 1 кВт·ч электроэнергии на тепловой электростанции тепловые отходы в атмосферу и воду, используемую для охлаждения, составляют соответственно 400 и 135 ккал, а на современной атомной электростанции — 130 и 1900 ккал. По коэффициентам пересчета, приведенным в табл. 3.1, можно рассчитать, что АЭС средних размеров, дающая 3000 мегаватт электроэнергии, производит в час более $5\cdot10^9$ ккал сбросового тепла.

Охлаждающая способность поверхности воды варьирует в зависимости от ветра и температуры воды от 7 до 36 ккал в 1 ч на 1 $м^2$ на каждый градус (1 °C) разницы между температурой воды и воздуха. Следовательно, для рассеяния тепла требуется большая водная поверхность, примерно порядка 0,6 га на 1 МВт в местностях с умеренным климатом или 1800 га на электростанцию мощностью 3000 МВт.

Разумеется, применение устройств принудительного охлаждения, например градирен, позволяет сократить необходимое пространство и объем воды, но дорогой ценой, так как вместо солнечной энергии, испаряющей воду, здесь применяется энергия дорогих горючих ископаемых. Кроме того, градирни тоже могут наносить вред окружающей среде, если для подавления роста водорослей на их поверхностях используют хлор или другие химикаты.

Последствия повышения температуры воды в прудах, озерах или реках в общем подчиняются закономерностям взаимоотношений субсидии и стресса, показанным на рис. 3.5. Возможны как положительные, так и отрицательные последствия. Умеренное повышение температуры воды часто служит субсидией и может повысить продуктивность водного сообщества и скорость роста рыбы, но со временем или при увеличении тепловой нагрузки проявляются стрессовые эффекты. Наблюдаются следующие местные вредные эффекты теплового загрязнения водных экосистем: 1) повышение температуры воды часто усиливает восприимчивость организмов к токсичным веществам (которые всегда присутствуют в сточных водах) и к грибковым и другим заболеваниям; 2) температура может превысить критические величины для стенотермных стадий жизненного цикла организмов (см. с. 260); 3) повышенные температуры способствуют замене популяций обычной флоры водорослей менее желательными сине-зелеными, особенно если экосистема еще и обогащается биогенными элементами; 4) при повышении температуры воды животным нужно больше кислорода, а его способность растворяться в теплой воде понижена (см. с. 294). Подробные сведения об этих эффектах можно найти у Кренкеля и Паркера (Krenkel, Parker, 1969).

Национальный парк экологических исследований при АЭС «Саванна-Ривер», подчиненной Министерству энергетики США,— отличное место для наблюдения долгосрочных последствий теплового загрязнения. Расположенная здесь экологическая лаборатория занимается изучением тепловых воздействий на экосистемы, с тех пор как в 50-х годах в этом районе была построена атомная электростанция. Лаборатория организовала два крупных симпозиума, в которых участвовали также и сотрудники других исследовательских учреждений (Gibbons, Sharitz, 1974; Esch, McFarlane, 1975). Особенно интересно созданное здесь крупное искусственное озеро, используемое как охлаждающий пруд. Он имеет «теплую» часть, куда поступает нагретая вода, и «холодную» часть, не получающую нагретой воды и сохраняющую естественную температуру, характерную для этой местности. Кроме того, поскольку реакторы периодически останавливаются и запускаются, можно наблюдать влияние изменений температуры воды. При повышенной температуре воды водяные черепахи и окуни растут быстрее и достигают более крупных размеров, а сезон активности аллигаторов захватывает и зимние месяцы. Таким образом, первые отмеченные эффекты носили в основном положительный характер, но через несколько лет начали проявляться четкие стрессовые эффекты. Например, появились тяжелые заболевания, уменьшающие продолжительность жизни и увеличивающие смертность. Как показано на рис. 5.27, доля окуней, зараженных болезнью слизистой оболочки ротовой полости, колеблется по сезонам, но она всегда выше в нагретых зонах озера. После 10 или более лет сохранения повышенной температуры воды в популяции рыбы и рогоза (*Typha*), растущего вдоль берега «теплой» части озера, были отмечены признаки генетических изменений. Краткий обзор всех проведенных здесь исследований дают Гиббонс и Шаритц (Gibbons, Sharitz, 1981).

Все эти примеры подчеркивают, что при оценке последствий хронических антропогенных возмущений важно обращать внимание на вторичные или отсроченные реакции.

Пестициды. Все усиливающееся применение инсектицидов и других пестицидов в сельском хозяйстве привело к загрязнению почвы и воды еще одним классом ядовитых веществ. Но эта угроза здоровью экосистем и человека, возможно, скоро уменьшится по той простой причине, что опора только на химические яды не позволяет достичь устойчивого сокращения численности вредителей, а лишь

вызывает поочередно спады и подъемы в производстве зерна. Разрабатываются другие способы борьбы с вредителями, которые, возможно, вскоре позволят сократить массовое применение очень опасных ядов.

Парадоксально, но именно упругость и приспособляемость природы — основная причина безуспешности применения таких инсектицидов широкого спектра действия, как хлорорганические

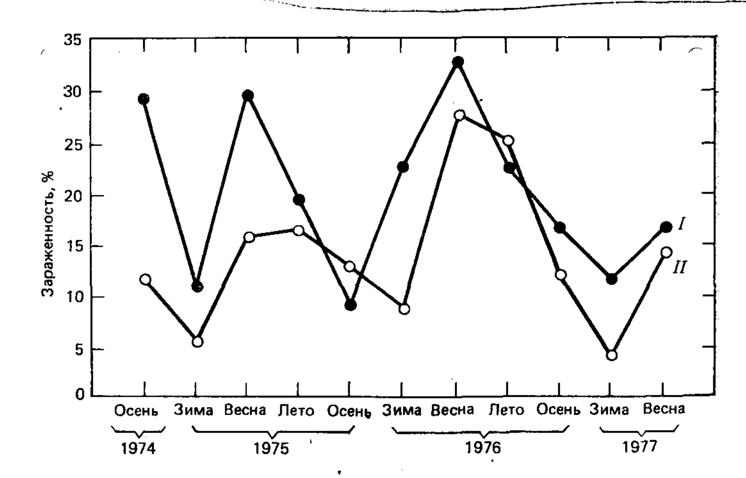


Рис. 5.27. Процент зараженности окуня болезнью слизистой оболочки рта меняется по сезонам (он выше летом), но он всегда выше в «термальных водах», *(I)*, где из-за хронического теплового загрязнения от ядерных реакторов АЭС «Саванна-Ривер» повышена температура. *II* — обычные воды (Esch, Hasen, 1978.)

(поколение ДДТ) и фосфорорганические инсектициды. Слишком часто случается, что после рассеяния или обезвреживания пестицида вредные виды приобретают устойчивость к нему или становятся даже более обильными, так как обработка ядом погубила их естественных врагов. А вид-вредитель, который был успешно уничтожен, иногда заменяется другим, более устойчивым, хуже изученным и потому хуже поддающимся сдерживанию.

Хороший пример «синдрома спадов и подъемов» дает история борьбы с насекомыми — вредителями хлопчатника в США. Хлопчатник был одной из самых интенсивно обрабатываемых инсектицидами сельскохозяйственных культур (на хлопчатник тратилось 50% всех инсектицидов, используемых в сельском хозяйстве США). В 50-х годах массивное опрыскивание с воздуха хлопчатника в долине Каньете (Перу) хлорированными углеводородами на средства, предоставленные США, позволило примерно на шесть лет удвоить урожай. Однако затем вредители приобрели устойчивость, а кроме того, появились новые вредители, в результате чего урожай полностью погиб. Об этом хорошо документированном случае я уже писал (Odum, 1975). То же произошло в 60-х годах в Техасе, где выращивание хлопчатника — важная отрасль сельского хозяйства. Этот случай подробно описан в недавней работе Эдкиссона и др. (Adkisson et al., 1982). В обоих случаях удалось восстановить урожаи применением так называемого интегрированного метода борьбы с вредителями. При этом используются ранние сорта (созревающие до того, как могут вырасти популяции вредителей) и методы возделывания (вспашка, орошение, удобрение), рассчитанные на то, чтобы помешать вредителям и помочь их естественным врагам. При этом осторожно применяются и некоторые инсектициды, в том числе «старомодные», например серный порошок. Важно тщательно рассчитать график применения инсектицидов, чтобы захватить насекомых на ранних стадиях жизненного цикла, когда они наиболее уязвимы. Новая система борьбы подтверждает старую житейскую мудрость: нельзя все ставить на одну лошадь. На разнообразие и упругость природы надо реагировать различными технологическими новшествами, которые по мере изменения условий и реагирования природы должны сменяться другими изобретениями. Иными словами, мы по-видимому, никогда не сможем по-настоящему «победить» в «войне» с насекомыми и другими нашими конкурентами, но непрестанно должны прилагать к этому усилия. Это одно из следствий постоянного «откачивания неупорядоченности», необходимого для поддержания большой и сложной цивилизации.

Специалисты с оптимизмом ожидают, что вскоре к арсеналу средств интегрированной борьбы с насекомыми-вредителями добавятся так называемые пестициды третьего поколения (C. Williams, 1967). Первым поколением, по классификации Уильямса, были растительные средства и неорганические соли; вторым — члены семейства ДДТ. К третьему поколению относятся биохимические средства, гормоны и феромоны (половые аттрактанты), изменяющие поведение вредителей и действующие лишь на определенный вид. Обзоры этого вопроса дают Блюм (Blum, 1969) и Силверстейн (Silverstein, 1981).

Более подробные сведения об интегрированном контроле вредителей можно найти в работах Смита и ван ден Босха (Smith, van den Bosch, 1967), Кеннеди (Kennedy, 1968), Флинта и ван ден Босха (Flint, van den Bosch, 1981), Бэтры (Batra, 1982) и обзорах, подготовленных Национальной Академией наук США и Советом по качеству окружающей среды.